P r 3735

Revue Trimestrielle
Tome 27 – Fascicule 3
Septembre 1996

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

25 SEP. 1996

Source : MNHN

Source : MNHN

R 3835

Revue Trimestrielle
Tome 27 – Fascicule 3
Septembre 1996

ÉCOLOGIE

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00021693 6
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, UMR-CNRS 5555, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château - F 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (3) 1996 : 131-142

DÉCOUVERTE DE LARVES TOLÉRANTES ET INTOLÉRANTES A LA CONGÉLATION DANS UNE MÊME GUILDE DE CÉTOINES (COLÉOPTÈRES) EN FORÊT DE FONTAINEBLEAU*

[1]Philippe VERNON, [2]Guy VANNIER & [2]Jean-Marie LUCE

[1]*Université de Rennes I, URA 1853 CNRS, Station Biologique, 35380 Paimpont, France.*
[2]*Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie Générale, URA 1183 CNRS, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France.*

SUMMARY
(original scientific paper)

DETECTION OF FREEZE-TOLERANCE AND FREEZE-INTOLERANCE IN LARVAE FROM THE SAME GUILD OF CETONIIDAE (COLEOPTERA) IN FONTAINEBLEAU FOREST (FRANCE).

Overwintering larvae of seven species of Cetoniidae dwelling in mould hollow trunks were cooled at a rate of 0.5 deg min^{-1} in a thermal gradient cryoscope in order to measure the supercooling point (SCP) and the lowest freezing temperature which they survive or die after thawing :

1) Three Trichiinae species : • **Gnorimus nobilis** *(Linné) : the third larval instar is freeze-intolerant and the mean SCP was -13.9°C (SD 5.1) (SD : standard deviation) ; no survivors were observed beyond the SCP temperature.* • **Gnorimus variabilis** *(Linné) : the second and the third larval instars are freeze-intolerant and the mean SCPs were -7.8°C (SD 2.5) and -17.1°C (SD 0.9), respectively ; no survivors were observed beyond the SCP temperature.* • **Osmoderma eremita** *(Scopoli) : the second larval instar is freeze-tolerant ; the mean SCP was -5.0°C (SD 0.9) ; no survivors were observed at -12.0°C and below.*

2) Four Cetoniinae species : • **Cetonia aurata** *(Linné) : the second larval instar is freeze-tolerant ; the mean SCP was -6.9°C (SD 1.1) ; no survivors were observed at -16.0°C and below.* • **Cetonischema aeruginosa** *(Drury) : the third larval instar is freeze-tolerant ; the mean SCP was -4.5°C (SD 1.5) ; no survivors were observed at -17.0°C and below.* • **Liocola lugubris** *(Herbst) : the second and third larval instars are freeze-tolerant ; the mean SCPs were -5.4°C (SD 1.0) and -4.5°C (SD 1.7), respectively ; no survivors were observed at -12.0°C and -17.0°C and below, respectively.* • **Potosia fieberi** *(Kraatz) : the third larval instar is freeze-tolerant ; the mean SCP was -4.8°C (SD 0.5) and the lowest lethal freezing temperature was -16.0°C.*

The cold-hardiness of these larvae is discussed in accordance to their position within the mould hollow trunks. In conclusion, the authors emphasize that it is not sufficient to determine that a species is freeze-tolerant, but one must report the lowest temperature which it survives after the occurrence of the SCP during a particular experiment.

KEY WORDS : Coleoptera - Cetoniidae - Cold-hardiness - Supercooling point - Lethal freezing temperature.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les larves hivernantes de sept espèces de Cetoniidae vivant dans le terreau de troncs creux sont refroidies à une vitesse de 0,5°C par minute dans un cryomètre à gradient thermique, afin de mesurer leur point d'abaissement cryoscopique ou point de surfusion et la température de congélation la plus basse à laquelle elles redeviennent actives ou meurent après décongélation.

1) Trois espèces de Trichiinae : • **Gnorimus nobilis** *(Linné) : le troisième stade larvaire est intolérant à la congélation et le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -13,9°C (E.T. 5,1) (E.T. : écart-type) ; aucun individu n'a survécu à l'événement cryoscopique.* • **Gnorimus variabilis** *(Linné) : le deuxième et le troisième stades larvaires sont intolérants à la congélation et les points d'abaissement cryoscopique moyens sont de -7,8°C (E.T. 2,5) et -17,1°C (E.T. 0,9), respectivement ; aucun individu n'a survécu à l'événement cryoscopique.* • **Osmoderma eremita** *(Scopoli) : le deuxième stade larvaire est tolérant à la congélation ; le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -5,0°C (E.T. 0,9) et la température de congélation la plus basse qu'il peut supporter est de -12,0°C.*

2) Quatre espèces de Cetoniinae : • **Cetonia aurata** *(Linné) : le deuxième stade larvaire est tolérant à la congélation ; le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -6,9°C (E.T. 1,1) et la température de congélation la plus basse qu'il peut supporter est de -16,0°C.* • **Cetonischema aeruginosa** *(Drury) : le troisième stade larvaire est tolérant à la congélation ; le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -4,5°C (E.T. 1,5) et la température de congélation la plus basse qu'il peut supporter est de -17,0°C.* • **Liocola lugubris** *(Herbst) : le deuxième et le troisième stades larvaires sont tolérants à la congélation ; les points d'abaissement cryoscopique moyens sont de -5,4°C (E.T. 1,0) et -4,5°C (E.T. 1,7), respectivement, et les températures de congélation les plus basses qu'ils peuvent supporter sont de -12,0°C et -17,0°C, respectivement.* • **Potosia fieberi** *(Kraatz) : le troisième stade larvaire est tolérant à la congélation ; le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -4,8°C (E.T. 0,5) et la température de congélation la plus basse qu'il peut supporter est de -16,0°C.*

La résistance au froid des larves est discutée en regard de leur position à l'intérieur du terreau des troncs creux. Les auteurs insistent en outre sur un point important en cryobiologie : il ne suffit pas de déclarer qu'une espèce soit tolérante à la congélation, encore faut-il préciser la température létale de congélation après le passage du point de surfusion.

MOTS CLÉS : Coléoptères - Cétoines - Résistance au froid - Point d'abaissement cryoscopique - Surfusion - Température létale de congélation.

* Manuscrit reçu le 14 décembre 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 1er mars 1996.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

INTRODUCTION

Un grand nombre d'animaux poïkilothermes, en particulier dans les régions tempérées et arctiques, hivernent dans des sites où ils peuvent être longuement exposés à des températures négatives (ZACHARIASSEN, 1985). Outre les aspects comportementaux, deux stratégies adaptatives d'ordre physiologique et biochimique permettent aux poïkilothermes de réduire les risques de mortalité lors de ces expositions aux basses températures : tolérance à la congélation (présence tolérée de glace dans les espaces extracellulaires), intolérance à la congélation (prévention du gel des fluides corporels par diminution du point d'abaissement cryoscopique) (BAUST & ROJAS, 1985 ; DUMAN *et al.*, 1991). Ce point d'abaissement cryoscopique ou point de surfusion représente la température minimale à laquelle cesse brutalement l'état liquide du milieu intérieur de l'insecte lors d'un refroidissement progressif ("The supercooling point is the lowest temperature at which the undercooling of body fluids ceases", VANNIER, 1994). Sa mesure constitue un des aspects essentiels de la connaissance des processus de résistance au froid chez les animaux poïkilothermes (LEE, 1991). La notion de tolérance à la congélation est peu remise en cause en cryobiologie. Il n'en est pas de même de la notion d'intolérance à la congélation actuellement très débattue et critiquée par BALE (1993) en tant qu'unique concept alternatif de la tolérance à la congélation.

Les Scarabaeoidea, avec environ 25.000 espèces, constituent une importante super-famille au sein de l'ordre des Coléoptères (340.000 espèces selon MINELLI, 1993). Ils colonisent un très grand nombre de milieux, depuis les zones tropicales jusqu'aux zones alpines (MANI, 1968). Au sein des Scarabaeoidea, la famille des Cetoniidae comprend environ 3600 espèces dont la plupart sont tropicales. Les espèces holarctiques sont peu nombreuses avec, par exemple pour la France métropolitaine, vingt-deux espèces de Cetoniidae réparties en trois sous-familles (Valginae, Trichiinae, Cetoniinae) (BARAUD, 1992). Chez les Cetoniidae, les adultes, en général diurnes, volent bien et sont souvent floricoles ou frugivores. Les larves sont endophytes ou endogées et consomment des matières végétales (souvent ligneuses au cœur des troncs d'arbres âgés) pendant plusieurs mois, voire plusieurs années. Les larves s'enferment ensuite dans une coque où s'opère la nymphose qui dure de quelques semaines à quelques mois (LUCE, 1995).

Peu de travaux ont été consacrés à la résistance au gel des larves ou des adultes de Scarabaeoidea. Quelques espèces ayant une importance agronomique ont fait l'objet d'études comportementales vis à vis du froid, parfois anciennes, comme dans le cas de *Popillia japonica*, introduit aux États-Unis au début du XX° siècle, ou d'*Anomala testaceipes* (LUDWIG, 1928 ; PAYNE, 1928 ; HOSHIKAWA *et al.*, 1988). Ces deux espèces appartiennent à la famille des Rutelidae. En ce qui concerne les Cetoniidae, BLOCK (1982), dans une synthèse consacrée à la résistance au froid chez les invertébrés, cite plusieurs travaux relatifs à des espèces appartenant à neuf familles de Coléoptères parmi lesquelles ne figurent pas de représentants de cette famille. SØMME (1982) cite 49 espèces de Coléoptères dont les points d'abaissement cryoscopique ont été mesurés et parmi lesquelles ne figure non plus aucun Cetoniidae. Toutefois, ASAHINA (1966) signale que les larves de *Cetonia roelofsi*, peu résistantes au froid et hivernant dans les forêts de la région de Sapporo (Japon) sont tolérantes à la congélation bien au-delà du point d'abaissement cryoscopique et peuvent supporter des températures de refroidissement jusqu'à -20°C. Chez les Trichiinae, les larves d'*Osmoderma eremicola* sont tolérantes à la congélation et peuvent survivre à une exposition d'au moins quatre jours à -8.3°C (STOREY *et al.*, 1993).

Le présent travail constitue la première approche comparative consacrée à la cryobiologie de plusieurs Cétoines appartenant à une même guilde et a pour but de caractériser les larves de sept espèces de Cetoniidae par les valeurs moyennes de leurs points d'abaissement cryoscopique ainsi que par leur aptitude à tolérer ou non la congélation temporaire. Le choix de l'une ou de l'autre stratégie peut être en accord avec la localisation écologique des espèces qui, selon les milieux, occupent des biotopes plus ou moins protégés des contraintes climatiques comme c'est le cas des larves de Cétoines qui colonisent des cavités d'arbres de différents volumes (LUCE, 1995).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les sept espèces sont dites microcavernicoles (LUCE, 1995), et proviennent à une exception près de la Forêt de Fontainebleau. Elles appartiennent à deux des trois sous-familles de Cetoniidae (BARAUD, 1992). Il s'agit d'une part de trois espèces de Trichiinae, *Gnorimus nobilis* (Linné, 1758), *Gnorimus variabilis* (Linné, 1758), *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763), et d'autre part de quatre espèces de Cetoniinae, *Cetonia aurata* (Linné, 1761), *Cetonischema aeruginosa* (Drury, 1770), *Liocola lugubris* (Herbst, 1786) et *Netocia (Potosia) fieberi* (Kraatz, 1880). Dans ce travail, nous appellerons cette dernière espèce *Potosia fieberi*. De plus, les larves de *Gnorimus variabilis* qui ont récemment disparu de la forêt de Fontainebleau proviennent du bocage bas-normand (Husson, Manche). Les caractéristiques biologiques et écologiques de ces espèces sont présentées dans le détail par LUCE (1995).

Les larves étudiées, en situation de fin de diapause hivernale, ont été prélevées à l'intérieur du terreau de

Source : MNHN

troncs d'arbres creux (chênes, châtaigniers) dont LUCE (1995) fournit une typologie. Les larves ont ensuite été placées, avec leur terreau d'origine, dans des cylindres en plastique de 8 centimètres de diamètre et d'une contenance de 1500 cm^3, puis conservées au laboratoire à + 5°C pendant trois jours avant d'être traitées en cryoscopie entre le 14 mars 1994 et le 28 avril 1994. Les larves de troisième stade se trouvaient, après leur reprise d'activité, à un mois environ de leur nymphose.

Après détermination de la masse fraîche à l'aide d'une électrobalance (sensibilité 0,1 mg), la mesure du point d'abaissement cryoscopique ou point de surfusion est effectuée selon la méthode développée par VANNIER (1994). L'échantillonnage larvaire comprend des individus de deuxième stade (*O. eremita*), de deuxième stade (*C. aurata*, *G. variabilis*, *L. lugubris*) et de troisième stade (*G. nobilis*, *G. variabilis*, *P. fieberi*, *C. aeruginosa*, *L. lugubris*). La biomasse des larves étant relativement élevée, en particulier chez les troisièmes stades larvaires (jusqu'à 5 g), la vitesse de refroidissement a été fixée à 0,5°C par minute au lieu de la vitesse de 1°C par minute conventionnellement utilisée par les cryobiologistes (SALT, 1961). Lorsque le point d'abaissement cryoscopique est atteint, la chaleur latente de cristallisation provoque un brusque accroissement de la température corporelle, puis le liquide extracellulaire se solidifie progressivement. Les larves sont extraites du cryomètre soit à l'issue de la phase d'accroissement thermique pour leur éviter une issue fatale, soit au cours de la phase suivante pour vérifier leur tolérance ou leur intolérance à la congélation. Elles sont ensuite placées à la surface de leur terreau d'origine et maintenues à 20°C. Après 24 heures, on distingue les larves vivantes (enfouies

TABLEAU I.– Les larves de troisième stade de *Gnorimus nobilis* sont intolérantes à la congélation ; elles meurent dès que le point d'abaissement cryoscopique est dépassé ; * incomplètement congelé ** complètement congelé.

*The third larval instar is freeze-intolerant. Larvae die beyond the Supercooling Point (SCP) ; * incompletely frozen ** completely frozen.*

Rang des larves	Poids frais	Poids sec	Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)	Température de l'animal avant la sortie du cryomètre		Etat de l'animal après décongélation
1	0,7376 g	0,1833 g	-14,9 °C	-2,5 °C	*	VIVANT
2	0,5875 g	0,1475 g	-22,0 °C	-3,2 °C	*	VIVANT
3	0,6909 g	0,1669 g	-18,0 °C	-3,5 °C	*	VIVANT
4	0,5457 g	0,1410 g	-20,5 °C	-4,0 °C	*	VIVANT
5	0,4926 g	0,1158 g	-8,1 °C	-4,1 °C	*	VIVANT
6	0,6879 g	0,1787 g	-5,6 °C	-4,8 °C	*	VIVANT
7	0,5475 g	0,1388 g	-18,4 °C	-4,9 °C	*	VIVANT
8	0,6242 g	0,1427 g	-11,5 °C	-8,2 °C	*	VIVANT
9	0,5846 g	0,1670 g	-16,1 °C	-8,5 °C	*	VIVANT
10	0,5692 g	0,1337 g	-18,0 °C	-10,8 °C	*	VIVANT
11	0,6040 g	0,1412 g	-7,6 °C	-13,2 °C	**	MORT
12	0,6102 g	0,1428 g	-11,7 °C	-13,5 °C	**	MORT
13	0,5990 g	0,1571 g	-8,0 °C	-16,1 °C	**	MORT
14	0,7453 g	0,1940 g	-21,0 °C	-17,0 °C	**	MORT
15	0,5415 g	0,1415 g	-18,0 °C	-18,0 °C	**	MORT
16	0,5653 g	0,1228 g	-19,5 °C	-18,3 °C	**	MORT
17	0,5730 g	0,1417 g	-7,2 °C	-19,4 °C	**	MORT
18	0,7104 g	0,1768 g	-18,9 °C	-19,6 °C	**	MORT
19	0,5414 g	0,1408 g	-9,9 °C	-21,0 °C	**	MORT
20	0,5340 g	0,1138 g	-9,9 °C	-21,9 °C	**	MORT
21	0,6214 g	0,1343 g	-16,2 °C	-23,8 °C	**	MORT
22	0,5715 g	0,1596 g	-10,4 °C	-26,0 °C	**	MORT
23	0,6540 g	0,1618 g	-9,3 °C	-28,8 °C	**	MORT
24	0,6258 g	0,1481 g	-12,0 °C	-29,0 °C	**	MORT

Gnorimus nobilis (Trichiinae) : **larves III**

Source : MNHN

à l'intérieur de la masse du terreau), les larves moribondes (restées à la surface du terreau et qui meurent après quelques jours) et les larves mortes. Dans les cas de tolérance à la congélation, les mêmes larves ont été congelées, puis décongelées et réintroduites ensuite dans le cryomètre pour de nouveaux tests.

A l'issue de l'expérimentation, la masse sèche larvaire est déterminée après passage dans une étuve à 60°C, puis un séjour de huit jours dans un dessiccateur (0 % H.R.). Les teneurs en eau sont exprimées en pourcentage de la masse sèche.

RÉSULTATS

LARVES DE TRICHIINAE

Gnorimus nobilis : larves III (TAB. I).– Vingt-quatre larves ont été récoltées dans des cavités de faible volume (0,1 à 1 litre) remplies de terreau, généralement situées à hauteur des premières ramifications du tronc de vieux chênes, à quelques mètres de la surface du sol. Leur poids frais moyen est de 0,6069 g (E.T. 0,0674) (E.T. : écart-type), avec une amplitude allant de 0,4926 g à 0,7453 g ; leur poids sec moyen est 0,1497 g (E.T. 0,0206), avec une amplitude de 0,1138 g à 0,1940 g et leur teneur en eau moyenne est de 307,95 % (E.T. 30,68) avec une amplitude de 250,06 % à 369,24 %. Le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -13,9 °C (E.T. 5,1) et les mesures individuelles s'échelonnent entre -5,6°C et -22,0°C.

Lorsque les larves sortent du cryomètre à une température plus élevée que celle du point d'abaissement cryoscopique, elles ne sont pas complètement congelées et redeviennent actives, même si leur température corporelle est à -8,2°C comme c'est le cas de la larve n°8 (TAB. I) qui possède un point de surfusion à -11,5°C. En revanche, les larves qui ont atteint une température corporelle plus basse que celle du point d'abaissement cryoscopique et qui sont congelées, sont toutes mortes quand on les remet à la température ambiante du laboratoire. Les troisièmes stades larvaires de *Gnorimus nobilis* sont donc intolérants à la congélation.

Gnorimus variabilis : larves II et III (TAB. II).– Les larves de cette espèce ont été récoltées à la base des troncs d'arbres creux et parfois à l'intérieur de troncs morts sur le sol, dans des sites peu protégés, à quelques centimètres de la surface du tronc. Ces larves, que l'on peut trouver aussi bien dans du bois carié que dans des cavités remplies de terreau, peuvent être qualifiées de microcavernicoles occasionnelles.

TABLEAU II.– Les larves de deuxième et troisième stades de *Gnorimus variabilis* sont intolérantes à la congélation ; elles meurent dès que le point d'abaissement cryoscopique est dépassé ; * incomplètement congelé ** complètement congelé.

*The second and third larval instars are freeze-intolerant. Larvae die beyond the Supercooling Point (SCP) ; * incompletely frozen ** completely frozen.*

Rang des larves	Poids frais	Poids sec	Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)	Température de l'animal avant la sortie du cryomètre		État de l'animal après décongélation
1	0,1829 g	0,0178 g	-6,8 °C	-5,0 °C	*	VIVANT
2	0,2197 g	0,0282 g	-12,0 °C	-7,0 °C	*	VIVANT
3	0,2525 g	0,0252 g	-5,5 °C	-7,2 °C	**	MORT
4	0,1873 g	0,0199 g	-5,3 °C	-7,2 °C	**	MORT
5	0,2553 g	0,0356 g	-8,4 °C	-28,1 °C	**	MORT
6	0,2366 g	0,0326 g	-8,6 °C	-28,3 °C	**	MORT
Gnorimus variabilis (Trichiinae) : **larves II**						
1	0,8341 g	0,1777 g	-17,7 °C	-3,8 °C	*	VIVANT
2	1,2400 g	0,3308 g	-16,0 °C	-23,3 °C	**	MORT
3	1,3908 g	0,3537 g	-17,5 °C	-28,4 °C	**	MORT
Gnorimus variabilis (Trichiinae) : **larves III**						

Source : MNHN

TABLEAU III.– Les larves de deuxième stade d'*osmoderma eremita* sont tolérantes à la congélation, mais ne survivent pas à une température de congélation inférieure à -12°C.

The second larval instar is freeze-tolerant, but does not survive beyond a freezing temperature of -12°C.

Rang des larves	Poids frais	Poids sec	Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)	Température de l'animal avant la sortie du cryomètre	Etat de l'animal après décongélation
1	0,9657 g	0,0961 g	-4,5 °C	-4,5 °C	VIVANT
2	0,8713 g	0,1123 g	-3,0 °C	-5,1 °C	VIVANT
3	0,8753 g	0,0960 g	-5,4 °C	-5,4 °C	VIVANT
4	0,9783 g	0,1270 g	-4,8 °C	-6,1 °C	VIVANT
5	0,8893 g	0,0930 g	-4,8 °C	-7,0 °C	VIVANT
6	1,0618 g	0,1315 g	-6,0 °C	-7,0 °C	VIVANT
7	1,2111 g	0,1417 g	-5,0 °C	-7,2 °C	VIVANT
8	0,8465 g	0,1021 g	-5,0 °C	-7,5 °C	VIVANT
9	1,0069 g	0,1210 g	-6,5 °C	-8,0 °C	VIVANT
10	0,7095 g	0,0864 g	-5,0 °C	-9,5 °C	VIVANT
11	2e test de la larve 6		-5,1 °C	-11,0 °C	VIVANT
12	2e test de la larve 1		-4,5 °C	-11,5 °C	MORIBOND
13	0,8131 g	0,1000 g	-5,5 °C	-12,0 °C	MORIBOND
14	0,7703 g	0,0941 g	-5,5 °C	-12,0 °C	MORIBOND
15	0,2867 g	0,0364 g	-4,7 °C	-13,0 °C	MORT
16	0,5951 g	0,0662 g	-4,8 °C	-13,5 °C	MORT
17	0,5033 g	0,0547 g	-5,2 °C	-14,0 °C	MORT
18	0,9003 g	0,0916 g	-3,8 °C	-14,7 °C	MORT
19	0,4577 g	0,0534 g	-6,0 °C	-16,5 °C	MORT
20	0,2316 g	0,0241 g	-6,3 °C	-17,0 °C	MORT
21	2e test de la larve 3		-3,2 °C	-23,8 °C	MORT
22	0,3309 g	0,0418 g	-5,5 °C	-28,7 °C	MORT
23	0,7084 g	0,0866 g	-4,6 °C	-28,9 °C	MORT

Osmoderma eremita (Trichiinae) : **larves II**

Les six larves de deuxième stade montrent un point d'abaissement cryoscopique moyen de -7,8°C (E.T. 2,5) avec une amplitude allant de -5,3°C à -12,0°C, un poids frais moyen de 0,2224 g (E.T. 0,0316) avec une amplitude de 0,1829 g à 0,2553 g ; un poids sec moyen de 0,0266 g (E.T. 0,0070) avec une amplitude de 0,0178 g à 0,0356 g et une teneur en eau moyenne de 765,45 % (E.T. 141,15) avec une valeur minimale de 617,13 % et une valeur maximale de 927,53 %. Ces larves n'ont pas survécu à l'événement cryoscopique complet jusqu'à la solidification du milieu intérieur ; elles sont intolérantes à la congélation.

Les trois larves de troisième stade ont un point d'abaissement cryoscopique moyen beaucoup plus bas à -17,1°C (E.T. 0,9), les mesures individuelles s'échelonnent entre -16,0°C et -17,7°C ; une biomasse fraîche moyenne de 1,1550 g (E.T. 0,2879) avec une amplitude allant de 0,8341 g à 1,3908 g ; un poids sec moyen de 0,2874 g (E.T. 0,0957) avec une amplitude de 0,1777 g à 0,3537 g et une teneur en eau moyenne de 312,48 % (E.T. 50,13) avec une amplitude allant de 274,85 % à 369,39 %. Lorsque toute leur masse liquide est solidifiée, elles meurent dès qu'elles sont remises à la température ambiante du laboratoire ; elles sont intolérantes à la congélation comme les larves de deuxième stade qui ont cependant une capacité de surfusion beaucoup plus faible.

Osmoderma eremita : larves II (TAB. III).– Vingt larves ont été récoltées à une hauteur de l'ordre de deux mètres dans les troncs creux où le volume des cavités remplies de terreau est important (en règle générale 10 à 100 litres, mais parfois beaucoup plus). Leur poids frais moyen est de 0,7507 g (E.T. 0,2708) avec une amplitude allant de

Source : MNHN

TABLEAU IV.– Les larves de deuxième stade de *Cetonia aurata* sont tolérantes à la congélation, mais ne survivent pas à une température de congélation inférieure à -16°C.

The second larval instar is freeze-tolerant, but does not survive beyond a freezing temperature of -16°C.

Rang des larves	Poids frais	Poids sec	Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)	Température de l'animal avant la sortie du cryomètre	Etat de l'animal après décongélation
1	0,7334 g	0,1438 g	-6,6 °C	-4,5 °C	VIVANT
2	0,1143 g	0,0563 g	-4,9 °C	-10,3 °C	VIVANT
3	0,4681 g	0,0698 g	-6,1 °C	-11,5 °C	VIVANT
4	0,4258 g	0,0664 g	-8,8 °C	-13,0 °C	VIVANT
5	0,1824 g	0,0294 g	-7,3 °C	-13,6 °C	VIVANT
6	0,3549 g	0,0284 g	-7,9 °C	-16,0 °C	MORIBOND
7	0,5292 g	0,0813 g	-7,1 °C	-16,0 °C	MORT
8	0,7421 g	0,1385 g	-7,9 °C	-17,0 °C	MORT
9	0,4963 g	0,0751 g	-7,1 °C	-18,1 °C	MORIBOND
10	0,1611 g	0,0268 g	-5,4 °C	-18,5 °C	MORIBOND
11	0,3945 g	0,0600 g	-6,0 °C	-20,0 °C	MORT
12	0,1575 g	0,0288 g	-7,7 °C	-22,0 °C	MORT
Cetonia aurata (Cetoniinae) : **larves II**					

TABLEAU V.– Les larves de troisième stade de *Cetonischema aeruginosa* sont tolérantes à la congélation, mais ne survivent pas à une température de congélation inférieure à -17°C.

The third larval instar is freeze-tolerant, but does not survive beyond a freezing temperature of -17°C.

Rang des larves	Poids frais	Poids sec	Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)	Température de l'animal avant la sortie du cryomètre	Etat de l'animal après décongélation
1	4,9025 g	0,8788 g	-3,8 °C	-7,0 °C	VIVANT
2	3,9695 g	0,7343 g	-4,2 °C	-10,5 °C	VIVANT
3	4,6798 g	0,9704 g	-4,1 °C	-11,7 °C	VIVANT
4	4,2481 g	0,7832 g	-3,2 °C	-12,0 °C	VIVANT
5	4,0749 g	0,7416 g	-5,9 °C	-12,0 °C	VIVANT
6	3,6298 g	0,6889 g	-5,1 °C	-12,0 °C	VIVANT
7	3,9686 g	0,7352 g	-5,5 °C	-14,0 °C	VIVANT
8		2e test de la larve 1	-3,8 °C	-14,0 °C	VIVANT
9		2e test de la larve 4	-3,8 °C	-17,0 °C	VIVANT
10		2e test de la larve 5	-4,1 °C	-17,0 °C	MORIBOND
11	4,2639 g	0,8023 g	-5,5 °C	-18,0 °C	MORT
12		2e test de la larve 2	-5,0 °C	-18,0 °C	MORT
13		3e test de la larve 4	-4,9 °C	-18,5 °C	MORT
14		2e test de la larve 6	-3,7 °C	-18,5 °C	MORT
15	4,0017 g	0,7562 g	-4,5 °C	-19,0 °C	MORT
16		2e test de la larve 3	-2,5 °C	-20,0 °C	MORT
17	4,3686 g	0,7595 g	-3,5 °C	-20,5 °C	MORT
18		3e test de la larve 1	-3,3 °C	-28,9 °C	MORT
19		2e test de la larve 7	-9,3 °C	-29,5 °C	MORT
Cetonischema aeruginosa (Cetoniinae) : **larves III**					

Source : MNHN

0,2316 g à 1,2111 g ; leur poids sec moyen est de 0,0878 g (E.T. 0,0326) avec une amplitude allant de 0,0241 g à 0,1417 g et une teneur en eau moyenne de 760,63 % (E.T. 72,58) avec une valeur minimale de 670,31 % et une valeur maximale de 904,89 %. Le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -5,0°C (E.T. 0,9) avec une amplitude allant de -3,0°C à -6,5°C.

Sur le tableau III, on constate que les larves acceptent la prise en glace de leur milieu intérieur jusqu'à une température limite de -12,0°C ; elles redeviennent actives après avoir été décongelées et regagnent leur hibernaculum dans la masse de terreau. En revanche, lorsque la température corporelle des larves descend en dessous de -12,0°C, le taux de mortalité est de 100 %. Les larves de deuxième stade d'*Osmoderma eremita* sont tolérantes à la congélation jusqu'à la température limite de -12,0°C. Cette barrière thermique est une indication importante qui complète le statut d'espèces tolérantes à la congélation chez les insectes.

LARVES DE CETONIINAE

Cetonia aurata : larves II (TAB. IV).– Les douze larves ont été trouvées dans des sites protégés à l'intérieur de petites cavités de troncs morts restés debout ou dans des souches près du sol. Ce sont des microcavernicoles occasionnelles selon la définition de LUCE (1995). Leur poids frais moyen est de 0,3966 g (E.T. 0,2145) avec une amplitude allant de 0,1143 g à 0,7421 g ; leur poids sec moyen est de 0,0671 g (E.T. 0,0398), avec une amplitude allant de 0,0268 g à 0,1438 g et une teneur en eau moyenne de 529,01 % (E.T. 233,80) avec une amplitude allant de 103,02 % à 1149,65 %. Le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -6,9°C (E.T. 1,1), la valeur la plus élevée est de -4,9°C, la plus basse de -8,8°C.

Sur le tableau IV, on remarque que les larves qui ont été congelées jusqu'à une température supérieure à -16,0°C sont toutes redevenues actives à la température ambiante, les autres qui ont été refroidies à une température égale ou inférieure à -16,0°C ne survivent pas après décongélation. Les larves de deuxième stade de *Cetonia aurata* sont tolérantes à la congélation jusqu'à la température limite de -16,0°C.

Cetonischema aeruginosa : larves III (TAB. V).– Les larves de cette espèce occupaient des cavités intermédiaires en volume (1 à 10 litres) au niveau des premiers embranchements du tronc. Dix individus ont pu être testés ; certains, qui ont survécu à la congélation après l'obtention du point d'abaissement cryoscopique, ont fait l'objet de deux ou trois tests supplémentaires, afin de rechercher la température létale de congélation. Le poids frais moyen de l'échantillon est de 4,2107 g (E.T. 0,3718), avec une amplitude allant de 3,6298 g à 4,9025 g ; le poids sec moyen est de 0,7850 g (E.T. 0,0824), avec une amplitude allant 0,6889 g à 0,9704 g et la teneur en eau moyenne est de 437,51 % (E.T. 24,24), avec une amplitude allant de 382,25 % à 475,19 %. Le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -4,5°C (E.T. 1,5) avec une valeur maximale à -2,5°C et minimale à -9,3°C.

Le tableau V montre clairement qu'il faut atteindre la température de refroidissement de -18,0°C pour que ces larves meurent après décongélation. Les larves de troisième stade de *Cetonischema aeruginosa* sont tolérantes à la congélation jusqu'à la température de -17,0°C.

Liocola lugubris : larves II et III (TAB. VI). On trouve ces larves dans des cavités volumineuses (10 à 100 litres) qu'elles partagent parfois avec celles d'*Osmoderma eremita* ou de *Cetonischema aeruginosa*. Les douze larves de deuxième stade traitées en cryoscopie ont un poids frais moyen de 0,3836 g (E.T. 0,1997), avec une amplitude allant de 0,0727 g à 0,6230 g ; un poids sec moyen de 0,0494 g (E.T. 0,0274), avec une amplitude de 0,0086 g à 0,0866 g et une teneur en eau moyenne de 701,72 % (E.T. 82,52), avec une amplitude allant de 605,75 % à 897,75 %. Le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -5,4°C (E.T. 1,0), avec une amplitude bornée de -3,4°C à -6,6°C.

Après avoir dépassé le point d'abaissement cryoscopique et poursuivi le refroidissement (TAB. VI), c'est à -12,5°C que les larves de deuxième stade ne sont plus capables de redevenir actives lorsqu'elles sont décongelées à la température ambiante du laboratoire. Les larves de deuxième stade de *Liocola lugubris* sont donc tolérantes à la congélation jusqu'à -12,0°C, soit près de sept degrés Celsius au delà du point d'abaissement cryoscopique.

Treize larves de troisième stade ont été testées ; certaines parmi celles qui sont redevenues vivantes après le passage du point d'abaissement cryoscopique ont subi un second et même un troisième test de refroidissement (larves 1 et 2 du tableau VI). Leur poids frais moyen est de 2,9812 g (E.T. 0,6211), avec une amplitude allant de 1,3985 g à 3,8134 g ; leur poids sec moyen est de 0,4819 g (E.T. 0,1457), avec une amplitude allant de 0,1824 g à 0,7339 g et leur teneur en eau moyenne est de 540,80 % (E.T. 86,97), avec une amplitude allant de 419,12 % à 700,20 %. Le point d'abaissement cryoscopique moyen est de -4,5°C (E.T. 1,7), avec une amplitude allant de -2,5°C à -9,5°C.

Aussi longtemps que la température corporelle des larves de troisième stade n'a pas atteint -17,0°C (TAB. VI) et bien qu'elles ne soient plus en état de surfusion, elles redeviennent actives à la température ambiante du laboratoire et s'enfoncent à l'intérieur du terreau. Les larves de troisième stade de *Liocola lugubris* sont donc tolérantes à la congélation et ne supportent pas une température de refroidissement inférieure à -17,0°C. Elles sont plus résistantes au froid que les larves de deuxième stade.

Source : MNHN

TABLEAU VI.– Les larves de deuxième et troisième stades de *Liocola lugubris* sont tolérantes à la congélation, mais ne survivent pas à une température de congélation inférieure à -12°C et -17°C.

The second and third larval instars are freeze-tolerant, but do not survive beyond a freezing temperature of -12°C and -17°C, respectively.

Rang des larves	Poids frais	Poids sec	Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)	Température de l'animal avant la sortie du cryomètre	Etat de l'animal après décongélation
1	0,3256 g	0,0351 g	-3,4 °C	-4,4 °C	VIVANT
2	0,5395 g	0,0690 g	-6,1 °C	-6,4 °C	VIVANT
3	0,4969 g	0,0627 g	-6,5 °C	-8,6 °C	VIVANT
4	0,5468 g	0,0727 g	-6,6 °C	-9,0 °C	VIVANT
5	0,6230 g	0,0866 g	-5,1 °C	-9,1 °C	VIVANT
6	0,0727 g	0,0094 g	-4,7 °C	-11,0 °C	VIVANT
7	0,0858 g	0,0086 g	-6,0 °C	-11,2 °C	VIVANT
8	0,4785 g	0,0678 g	-5,1 °C	-11,5 °C	VIVANT
9	0,3429 g	0,0424 g	-5,6 °C	-12,0 °C	VIVANT
10	0,0846 g	0,0108 g	-6,5 °C	-12,5 °C	MORT
11	0,5108 g	0,0656 g	-5,4 °C	-14,0 °C	MORT
12	0,4965 g	0,0621 g	-4,3 °C	-20,2 °C	MORT
Liocola lugubris (Cetoniinae) : **larves II**					
Rang des larves	**Poids frais**	**Poids sec**	**Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)**	**Température de l'animal avant la sortie du cryomètre**	**État de l'animal après décongélation**
1	3,3371 g	0,5306 g	-5,0 °C	-6,0 °C	VIVANT
2	2,7963 g	0,3778 g	-5,8 °C	-8,3 °C	VIVANT
3	3,3887 g	0,5748 g	-3,0 °C	-12,0 °C	VIVANT
4	2e test de la larve 1		-3,0 °C	-13,0 °C	VIVANT
5	3,0473 g	0,4879 g	-3,7 °C	-14,5 °C	VIVANT
6	3,4932 g	0,5523 g	-3,1 °C	-14,5 °C	VIVANT
7	3,5061 g	0,6152 g	-3,8 °C	-14,5 °C	VIVANT
8	1,3985 g	0,1824 g	-5,0 °C	-16,0 °C	VIVANT
9	3,0601 g	0,4877 g	-4,0 °C	-16,0 °C	VIVANT
10	2,4398 g	0,3049 g	-9,5 °C	-17,0 °C	VIVANT
11	3e test de la larve 1		-4,5 °C	-17,5 °C	MORT
12	3,8134 g	0,7339 g	-3,8 °C	-18,0 °C	MORT
13	2,5096 g	0,3986 g	-4,5 °C	-18,0 °C	MORT
14	3,1256 g	0,6021 g	-6,6 °C	-19,1 °C	MORT
15	2,8405 g	0,4164 g	-4,0 °C	-19,5 °C	MORT
16	2e test de la larve 2		-2,5 °C	-29,6 °C	MORT
Liocola lugubris (Cetoniinae) : **larves III**					

Potosia fieberi : larve III (TAB. VII).– La larve unique sur laquelle il a été procédé à une expérimentation partage le même type de biotope que les larves de *Gnorimus nobilis*, à l'intérieur de petites cavités (0,1 à 1 litre) au niveau des premières ramifications du tronc. Ce spécimen d'un poids frais de 1,8347 g, d'un poids sec de 0,4519 g et d'une teneur en eau de 306,00 % a fait l'objet de plusieurs tests cryoscopiques successifs, afin de trouver la température minimale létale de refroidissement. Dans l'intervalle, cela a permis d'estimer le point d'abaissement cryoscopique moyen qui est de -4,8°C (E.T. 0,5).

Source : MNHN

Tableau VII.– La larve de troisième stade de *Potosia fieberi* est tolérante à la congélation, mais ne survit pas à une température de congélation inférieure à -16°C.

The third larval instar is freeze-tolerant, but does not survive beyond a freezing temperature of -16°C.

Date du test sur une larve	Poids frais	Poids sec	Point d'abaissement cryoscopique (surfusion)	Température de l'animal avant la sortie du cryomètre	État de l'animal après décongélation
14-III-94	1,8347 g	0,4519 g	-4,1 °C	-4,9 °C	VIVANT
14-III-94	deuxième test		-4,9 °C	-11,0 °C	VIVANT
16-III-94	troisième test		-5,2 °C	-13,0 °C	VIVANT
18-III-94	quatrième test		-4,5 °C	-16,0 °C	VIVANT
19-III-94	cinquième test		-5,1 °C	-17,0 °C	MORT
Potosia fieberi (Cetoniinae) : **larves III**					

Forts des résultats précédents, nous pouvons admettre que la larve de troisième stade de *Potosia fieberi* est tolérante à la congélation jusqu'à la température limite de -16,0°C.

DISCUSSION

Le but de ce travail était d'une part d'établir, au sein d'une guilde de sept espèces de Cetoniidae, l'aptitude des larves à tolérer ou non la congélation temporaire de leurs tissus, d'autre part de déterminer de façon comparative, au sein de cette même guilde, les points d'abaissement cryoscopique des larves étudiées. La principale conclusion de notre étude réside dans le fait que les larves de deux espèces de Trichiinae (*Gnorimus nobilis* et *Gnorimus variabilis*) ne sont pas tolérantes à la congélation alors que les larves des cinq autres espèces (les quatre espèces de Cetoniinae et l'espèce de Trichiinae *Osmoderma eremita*) ont survécu à la congélation après avoir dépassé le point d'abaissement cryoscopique.

Chez les espèces microcavernicoles occasionnelles ou chez les espèces occupant des cavités de faible volume (inférieures à un litre) figurent les deux espèces intolérantes à la congélation et deux espèces tolérantes à la congélation : *Cetonia aurata* et *Potosia fieberi*. La valeur moyenne du point d'abaissement cryoscopique chez les larves de troisième stade des deux espèces intolérantes à la congélation, *Gnorimus nobilis* et *Gnorimus variabilis*, est respectivement de -13,9°C et de -17,1°C. Les larves de second stade de *Gnorimus variabilis* ont un point d'abaissement cryoscopique moyen plus élevé (-7,8°C) et sont intolérantes à la congélation. Il faut toutefois souligner que lorsque les larves sont retirées du cryomètre peu après l'émission de la chaleur latente de cristallisation, le milieu intérieur de l'insecte est un mélange de liquide et de glace. Dans ces conditions, toutes les larves sont vivantes en revenant à la température ambiante de 20°C, que l'espèce soit tolérante ou intolérante à la congélation. Chez les larves de second stade de *Cetonia aurata*, le point d'abaissement cryoscopique moyen est élevé (-6,9°C). Cependant, les larves supportent sans dommage des températures allant jusqu'à -13,6°C et survivent encore parfois jusqu'à -16,0°C ou -18,0°C. Un seul spécimen larvaire de *Potosia fieberi* était disponible pour l'expérimentation. Cette larve de troisième stade a été testée à cinq reprises entre le 14 mars et le 19 avril 1994 : après passage du point d'abaissement cryoscopique (entre -4,1°C et -5,2°C), la larve a été refroidie, à chaque nouveau test, à des températures de plus en plus basses. Elle a ainsi résisté avec succès à des congélations successives correspondant à des températures allant de -4,9°C à -16,0°C. Lors du dernier test, la température létale a été de -17,0°C.

Chez les espèces occupant des cavités de taille comprises entre 1 et 100 litres, figurent l'espèce de Trichiinae *Osmoderma eremita* (larves de deuxième stade) ainsi que les deux Cetoniinae *Cetonischema aeruginosa* (larves de troisième stade) et *Liocola lugubris* (larves de second et troisième stade). Ces trois espèces possèdent les points d'abaissement cryoscopique moyens les plus élevés (respectivement -5°C, -4,5°C, -5,4°C et -4,5°C). Les larves d'*Osmoderma eremita* supportent sans mortalité une congélation menée jusqu'à -11,0°C, le seuil de température létale étant fixé à -12,0°C. Chez les larves de *Cetonischema aeruginosa*, aucune mortalité n'est observée entre -7,0°C et -17,0°C, le seuil de létalité étant enregistré à -18°C. Enfin, les larves de second et troisième stades de *Liocola lugubris* supportent sans mortalité des températures de congélation respectivement fixées à -12,0°C et à -17,0°C, les seuils de létalité étant respectivement atteints à -12,5°C et à -17,5°C.

Les habitats larvaires des espèces microcavernicoles de Cetoniidae peuvent être classés selon un gradient où la contrainte thermique hivernale s'exprime de façon de

Source : MNHN

moins en moins accentuée. Les espèces occupant les milieux les plus protégés sont toutes tolérantes à la congélation et il est peu probable, en raison de la thermostabilité du terreau, que ces larves affrontent, en dehors d'hivers très rigoureux, des températures inférieures à leur point d'abaissement cryoscopique pouvant entraîner une congélation temporaire et réversible (KELNER-PILLAULT, 1974).

Chez les Trichiinae, les deux espèces appartenant au genre *Gnorimus* se différencient d'*Osmoderma eremita* (et de toutes les espèces étudiées de Cetoniidae) par leur intolérance à la congélation associée à des points d'abaissement cryoscopique dont les valeurs moyennes sont les plus basses de l'ensemble des lots larvaires que nous avons étudiés : -13,9°C pour les larves III de *Gnorimus nobilis*, -7,8°C et -17,1°C respectivement pour les larves II et III de *Gnorimus variabilis*. D'un point de vue écologique, les représentants du genre *Gnorimus* sont ou bien liés à des cavités de très petite taille, souvent situées très en hauteur dans les arbres (*Gnorimus nobilis*), ou bien liés à des cavités plus importantes, mais très ouvertes (*Gnorimus variabilis*). Ces espèces sont ainsi susceptibles d'être exposées à des températures fortement négatives lors de périodes de gel intense (LUCE, 1995). Les larves de deuxième stade présentent des points d'abaissement cryoscopique nettement plus élevés que ceux des larves de troisième stade et il est probable qu'une préparation physiologique à l'hibernation (accumulation de substances cryoprotectrices) accompagne la croissance larvaire, la majorité des larves atteignant le repos hivernal au troisième stade (LUCE, 1995).

D'un point de vue évolutif, le comportement de nymphose d'*Osmoderma eremita* se rapproche de celui des Cetoniidae (construction d'une coque de nymphose solide et de forme régulière, progressivement enduite sur les parois intérieures par le contenu intestinal de la larve). Les deux autres espèces de Trichiinae étudiées ici (*Gnorimus nobilis* et *Gnorimus variabilis*) construisent quant à elles une loge nymphale fragile et éphémère. La différence fondamentale de mode de résistance au froid mise en évidence dans ce travail entre les genres *Osmoderma* et *Gnorimus* montre comment une approche de type cryobiologique peut enrichir les connaissances liées à l'écologie et à la phylogénie des Cetoniidae.

Comment répondre alors à la question si souvent posée par les auteurs anglo-saxons : "to freeze or not to freeze ?" (LEE, 1989 ; BLOCK, 1991). En environnement extrême (milieu polaire), il est possible que les processus sélectifs avantagent les stratégies de tolérance à la congélation (ZACHARIASSEN, 1985 ; DUMAN *et al.*, 1991), même si des insectes arctiques présentent des points d'abaissement cryoscopique de l'ordre de -50°C (MILLER, 1982). Par ailleurs, pour une espèce intolérante à la congélation, le risque de mortalité est sous le dépendance du temps d'exposition au froid et de tous les paramètres exerçant une influence sur la variabilité du point d'abaissement cryoscopique (SALT, 1961). Pour notre part, nous pensons qu'en milieu tempéré, les espèces tolérantes à la congélation pourraient ne pas supporter une période de gel prolongée en raison de la croissance continue de la masse des cristaux de glace dans l'hémocèle (LEE & LEWIS, 1985) alors que les espèces intolérantes à la congélation, lorsqu'elles maintiennent leur milieu intérieur en état de surfusion jusqu'à des températures de refroidissement aussi basses, ne risqueraient pas les mêmes inconvénients de lésions mécaniques dans leurs tissus. Chez les insectes, il n'existe pas de relations phylogénétiques claires permettant de classer les espèces tolérantes ou intolérantes à la congélation. Par contre, la taille corporelle pourrait jouer un rôle discriminant, la tolérance à la congélation paraissant plus répandue chez les arthropodes de grande taille, les Collemboles étant par exemple au contraire tous intolérants à la congélation (SØMME, 1995).

Au sein des Trichiinae, une étude comparée intégrant écophysiologie et comportement larvaires pour les deux espèces du genre *Gnorimus* (intolérantes à la congélation) et pour *Osmoderma eremita* (tolérante à la congélation) permettrait de statuer sur une éventuelle transition allant de l'intolérance vers la tolérance à la congélation, en liaison avec une complexification du comportement larvaire.

Outre le fait d'avoir découvert chez les Cétoines des espèces tolérantes à la congélation, notre étude apporte un point nouveau en cryobiologie : il ne suffit pas de reconnaître qu'une espèce soit tolérante à la congélation, encore faut-il préciser la température minimale de refroidissement qu'elle peut supporter. Certains invertébrés, comme les Tardigrades, les Nématodes, le Diptère Chironomidae *Polypedilum vanderplanki* tolèrent la congélation et peuvent atteindre sans dommages des températures proches du zéro absolu (HINTON, 1960 ; BLOCK, 1982). Mais dans le cas de ces animaux de petite taille et dont la masse est inférieure à un milligramme, l'accroissement de la concentration de substances cryoprotectrices et, plus globalement, le phénomène d'anhydrobiose évitent les dommages irréversibles que pourrait occasionner la croissance de cristaux de glace dans les cellules (SØMME, 1995).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été effectuée dans le cadre du projet : *stress thermiques et adaptations aux basses températures chez les organismes ectothermes (plantes et insectes) ; approches comparatives*, financé par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (DSPT5, Biologie, Médecine, Santé) et le Centre National de la Recherche Scientifique (Direction des Sciences de la Vie), avec la collaboration de Françoise ARPIN, T_1 CNRS, pour la partie traitement statistique des données, et de Roger BOTALLA, IE_2 CNRS, pour la mise au point du cryomètre à gradient thermique*.

Nous remercions notre collègue William BLOCK du British Antarctic Survey à Cambridge (G.B.) d'avoir bien voulu corriger et améliorer la version abrégée de notre article.

* Les larves ont été collectées dans le cadre d'une convention particulière d'étude passée entre l'O.N.F. et le Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHIE

ASAHINA, E., 1966.– Freezing and frost resistance in insects. *In : Cryobiology*, MERYMAN, H.T. (ed.), Academic Press, London : 451-486.

BALE, J.S., 1993.– Classes of insect cold hardiness. *Funct. Ecol.*, 7 : 751-753.

BARAUD, J., 1992.– *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Faune de France n° 78, Société Linnéenne de Lyon : 856 p.

BAUST, J.G. & ROJAS, R.R., 1985.– Insect cold hardiness : facts and fancy. *J. Insect Physiol.*, 31 : 755-759.

BLOCK, W., 1982.– Cold hardiness in invertebrate poikilotherms. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A : 581-593.

BLOCK, W., 1991.– To freeze or not to freeze ? Invertebrate survival of sub-zero temperatures. *Funct. Ecol.*, 5 : 284-290.

DUMAN, J.G., WU, D.W., XU, L., TURSMAN, D. & OLSEN, T.M., 1991.– Adaptations of insects to subzero temperatures. *Quart. Rev. Biol.*, 66 : 387-410.

HINTON, H.E., 1960.– A fly larva that tolerates dehydration and temperatures of -270° to 102°C. *Nature*, 188 : 336-337.

HOSHIKAWA, K., TSUTSUI, H., HONMA, K. & SAKAGAMI, S., 1988.– Cold resistance in four species of beetles overwintering in the soil, with notes on the overwintering strategies of some soil insects. *Appl. Ent. Zool.*, 23 : 273-281.

KELNER-PILLAULT, S., 1974.– Étude écologique du peuplement entomologique des terreaux d'arbres creux (châtaigniers et saules). *Bull. Écol.*, 5 : 123-156.

LEE, R.E.Jr., 1989.– Insect cold hardiness : to freeze or not to freeze ? How insects survive low temperatures. *Bioscience*, 39 : 308-312.

LEE, R.E.Jr., 1991. – Principles of insect low temperature tolerance. *In : Insects at low temperature*, LEE R.E. Jr. & DENLINGER D.L. (eds), Chapman & Hall, London : 17-46.

LEE, R.E. Jr. & LEWIS E.A., 1985.– Effect of temperature and duration of exposure on tissue ice formation in the gall fly, *Eurosta solidaginis* (Diptera, Tephritidae). *Cryo-Letters*, 6 : 25-34.

LUCE, J.-M., 1995.– *Écologie des Cétoines (Insecta :Coleoptera) microcavernicoles de la forêt de Fontainebleau*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Thèse d'Écologie Générale, 166 p.

LUDWIG, D., 1928.– Development of cold hardiness in the larva of the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newm.). *Ecology*, 9 : 303-306.

MANI, M. S., 1968.– *Ecology and Biogeography of High Altitude Insects*, Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague : 527 p.

MILLER, K., 1982.– Cold-hardiness strategies of some adult and immature insects overwintering in interior Alaska. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A : 595-604.

MINELLI, A., 1993.– *Biological Systematics*, Chapman & Hall, London : 387p.

PAYNE, N., 1928.– Cold hardiness in the Japanese beetle *Popillia japonica* Newman. *Biol. Bull.*, 55 : 163-179.

SALT, R.W., 1961.– Principles of insect cold hardiness. *Annu. Rev. Entomol.*, 6 : 55-74.

SØMME, L., 1982.– Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A : 519-543.

SØMME, L., 1995.– *Invertebrates in hot and cold environments*, Springer, Berlin : 275 p.

STOREY, K.B., CHURCHILL, T.A. & JOANISSE, D.R., 1993.– Freeze tolerance in hermit flower beetle (*Osmoderma eremicola*) larvae. *J. Insect Physiol.*, 39 : 737-742.

VANNIER, G., 1994.– The thermobiological limits of some freezing intolerant insects : the supercooling and thermostupor points. *Acta Œcol.*, 15 : 31-42.

ZACHARIASSEN, K.E., 1985.– Physiology of cold tolerance in insects. *Physiol. Rev.*, 65 : 799-832.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The Scarabaeoidea, with about 25,000 species, is a large supra-family within the order Coleoptera (340,000 species ; MINELLI, 1993). They have colonised a wide range of biotopes from the Tropics to the Alpine heights (MANI, 1968). The family Cetoniidae includes 3,600 species which are mostly tropical. The Holarctic species are rather scarce ; in France, 22 species are known (LUCE, 1995).

Few works are devoted to cold-hardiness in larvae and adults of the Cetoniidae. The moderately hardy larvae of *Cetonia roelofsi*, overwintering in Japenese forests around Sapporo can survive freezing down to the supercooling point and tolerate freezing temperatures down to -20°C. However, if the freezing is too severe or too prolonged, these larvae suffer frost injuries observed in freeze-susceptible insects (ASAHINA, 1966). In the reviews of BLOCK (1982) and SØMME (1982) on invertebrate cold-hardiness, no papers are quoted on these tree beetles. More recently, larvae of *Osmoderma eremicola* were found to be freeze tolerant ; early and late larval stages survived freezing to - 8.3°C for 96h with 64 % of body water as ice (STOREY *et al.*, 1993).

The aim of this study was to use a new thermal gradient cryoscope to record the supercooling point of individual cetoniid larvae overwintering in hollow trees (oaks, beeches and chestnuts) in a protected area of Fontainebleau forest (60 km to the south of Paris) and to monitor their survival after thawing.

Seven species of larvae from the same guild were collected from mould in hollow trunks during winter 1994, three Trichiinae species : *Gnorimus nobilis* (Linné, 1758), *Gnorimus variabilis* (Linné, 1758) and *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763) and four Cetoniinae species : *Cetonia aurata* (Linné, 1761), *Cetonischema aeruginosa* (Drury, 1770), *Liocola lugubris* (Herbst, 1786) and *Potosia fieberi* (Kraatz, 1880) (BARAUD, 1992). Due to their large size and heavy weight (up to 4cm and 5g respectively) the larvae were cooled at a rate of 0.5°C min^{-1} according to the procedure described by VANNIER (1994).

Some larvae were extracted from the cryoscope just after the start of the freezing event in order to revive them ; they were used again in a second, third fourth or even fifth cryoscopic experiments. Other larvae were thawed after they reach a temperature lower than the SCP for checking their ability to recover. In this way, we were able to discern three kinds of thawed larvae : (1) alive : after 24 h, the larvae bury themselves into the mould and reach their hibernaculum ; (2) moribund : the larvae stay on the surface of the mould becoming motionless and die a week later ; (3) dead : the cold has killed the larvae and they are rapidly decomposed (see Tables, I to VII).

TRICHIINAE LARVAE :

Gnorimus nobilis : third larval instar (TAB. I).– 24 larvae were collected from mould cavities (volume 0.1 - 1 l) at branching-level of the trunks. The mean fresh weight was 0.6069g (SD 0.0674), the mean dry weight was 0.1497g (SD 0.0206), the mean water content was 307.95 % (SD 30.68) (of dry weight) and the mean SCP was -13.9°C (SD 5.1). The third larval instar of *Gnorimus nobilis* is freeze-intolerant, no survivors were observed beyond the SCP temperature.

Gnorimus variabilis : second and third larval instars (TAB. II).– These larvae were found in cavities near the ground-level of the tree trunks or within dead branches scattered on the soil surface. Six

Source : MNHN

TABLE.– *Cold hardiness in overwintering larvae of seven* ***Cetoniidae*** *species living in Fontainebleau forest.*

Species	Families	Instars	Supercooling points	Lowest lethal freezing temperatures	Remarks
Gnorimus nobilis	Trichiinae	III	- 13.9°C	- 13.9°C	freeze-intolerant
Gnorimus variabilis	Trichiinae	II	- 7.8°C	- 7.8°C	freeze-intolerant
		III	- 17.1°C	- 17.1°C	freeze-intolerant
Osmoderma eremita	Trichiinae	II	- 5.0°C	- 12.0°C	freeze-tolerant
Cetonia aurata	Cetoniinae	II	- 6.9°C	- 16.0°C	freeze-tolerant
Cetonischema aeruginosa	Cetoniinae	III	- 4.5°C	- 18.0°C	freeze-tolerant
Liocola lugubris	Cetoniinae	II	- 5.4°C	- 12.5°C	freeze-tolerant
		III	- 4.5°C	- 17.5°C	freeze-tolerant
Potosia fieberi	Cetoniinae	III	- 4.8°C	- 17.0°C	freeze-tolerant

second larval instars were tested ; the mean fresh weight being 0.2224g (SD 0.0316), the mean dry weight was 0.0266g (SD 0.0070), the mean water content was 765.45 % (SD 141.15) and the mean SCP was -7.8°C (SD 2.5). The second larval instar of *Gnorimus variabilis* is freeze-intolerant with no survivors found beyond the SCP temperature. The three larval instars had a mean of 1.1550g (SD 0.2879) fresh weight, a mean of 0.2874g (SD 0.0957) dry weight, a mean of 312.48 % (SD 50.13) water content and a mean SCP of -17.1°C (SD 0.9). The third larval instar of *Gnorimus variabilis* is freeze-intolerant and no survivors were observed beyond the SCP temperature.

Osmoderma eremita : second larval instar (TAB. III).– 20 larvae were found at eye-level in the hollow tree trunks with large cavities full of mould (volume 10 - 100 l). The mean fresh weight was 0.7507g (SD 0.2708), the mean dry weight was 0.0878g (SD 0.0326), the mean water content was 760.63 % (SD72.58) and the mean SCP was -5.0°C (SD 0.9). Until the cooling temperature reached -12.0°C, all larvae recovered after thawing. No survivors were observed at -12.0°C and beyond this temperature. The second larval instar of *Osmoderma eremita* is freeze-tolerant.

CETONIINAE LARVAE :

Cetonia aurata : second larval instar (TAB. IV).– 12 larvae were collected from the root-stocks or dead trunks laying on the forest floor. The mean fresh weight was 0.3966g (SD 0.2145), the mean dry weight was 0.0671g (SD 0.0398), the mean water content was 529.01 % (SD 233.80) and the mean SCP was -6.9°C (SD 1.1). Until the cooling temperature reached -16.0°C, these larvae become active after thawing. No survivors were observed at -16.0°C and beyond this temperature. The second larval instar *of Cetonia aurata* is freeze-tolerant.

Cetonischema aeruginosa : third larval instar (TAB. V).– 10 larvae were collected from medium-sized cavities (volume 1 - 10 l) at branching-level of the tree trunks. The mean fresh weight was 4.2107g (SD 0.3718), the mean dry weight was 0.7850g (SD 0.0824), the mean water content was 437.51 % (SD 24.24) and the mean SCP was -4.5°C (SD 1.5). Until the cooling temperature reached -17.0°C, all these larvae were alive after thawing. No survivors were observed at -18.0°C and beyond this temperature. The third larval instar of *Cetonischema aeruginosa* is freeze-tolerant.

Liocola lugubris : second and third larval instars (TAB. VI).– These larvae share the same large cavities (volume 10 - 100 l) as the larvae of *Osmoderma eremita*. 12 second larval instars were tested in the cryoscope. The mean fresh weight was 0.3836g (SD 0.1997), the mean dry weight was 0.0494g (SD 0.0274), the mean water content was 701.72 % (SD 82.52) and the mean SCP was -5.4°C (SD 1.0). Until the cooling temperature reached -12.0°C, all larvae become alive after thawing. No survivors recovered from -12.5°C and below. The second larval instar of *Liocola lugubris* is freeze-tolerant. 13 larvae of the third instar were cooled as before. The mean fresh weight was 2.9812g (SD 0.6211), the mean dry weight was 0.4819g (SD 0.1457), the mean water content was 540.80 % (SD 86.97) and the mean SCP was -4.5°C (SD 1.7). Until the cooling temperature reached -17.0°C, the larvae were alive after thawing. No survivors were found at -17.5°C and beyond this temperature. The third larval instar of *Liocola lugubris* is freeze-tolerant.

Potosia fieberi : Third larval instar (table VII).– This single larva was collected in the same biotope as larvae of *Gnorimus nobilis*. Its fresh weight was 1.8347 g, its dry weight was 0.4519 g and its water content was 306.00 %. Five successive freezing experiments were carried in order to measure its SCP and the lowest temperature at which the insect was killed by cold. The mean SCP was -4.8°C (SD 0.5) and until the temperature reached -16°C, the larva survives after thawing and dies at -17.0°C. The single specimen we have tested suggests that the third larval instar of *Potosia fieberi* may be freeze-tolerant.

It is concluded from these results that the species which are freezing intolerant occupy the more exposed sites, i.e. small cavities filled with organic matter in tree trunks, whilst species exhibiting freeze tolerance are often found in large cavities where they may be protected against long periods of cold. It seems likely that, for these species, freeze-tolerant individuals, when frozen, cannot survive a protracted cold winter, due to the continuing growth of the ice lattice in their tissues (LEE & LEWIS, 1985), whilst freeze-intolerant larvae in the supercooled state may survive better.

In conclusion, we emphasize that it is not sufficient to determine that a species is freeze-tolerant, but one must report the lowest temperature which it survives after the occurrence of the SCP during a particular experiment.

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (3) 1996 : 143-152

PASSERIFORM INTRODUCTIONS TO THE MASCARENES (INDIAN OCEAN) : AN ASSESSMENT OF THE ROLE OF COMPETITION*

Michael P. MOULTON [1], James G. SANDERSON [1] & Daniel SIMBERLOFF [2]

[1] *Department of Wildlife Ecology & Conservation ; P.O. Box 110430 ; University of Florida ; Gainesville, FL 32611-0430, U.S.A.*

[2] *Department of Biological Science ; Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, U.S.A.*

SUMMARY
(original scientific paper)

We tested hypotheses to elucidate whether competition influences the composition of the introduced passeriform avifaunas of La Reunion and Mauritius. At least 16 species have been introduced to La Reunion and 15 to Mauritius. Ten species released on La Reunion have survived, whereas nine persist on Mauritius. We first tested for evidence of a priority effect : Do successful species tend to be the ones introduced when fewer other introduced species are present ? Thus, we compared the number of other introduced species present (NSP) at time of introduction of successful species with that of failed ones. Because species with low NSP values might have been intrinsically more likely to be successful, we calculated probabilities of success for each species based on introductions to other islands, and we compared these probabilities for species introduced early and late. We asked if surviving species were more dispersed in a morphological space generated by a principal components analysis and more evenly positioned in that space than would be random selections of the same numbers of species. If competition is important, we would predict that surviving sets of species would be both evenly positioned and widely dispersed in the morphological space. We found evidence for both a priority effect and morphological overdispersion on La Reunion. However, we found no evidence for either pattern on Mauritius. Among possible explanations for these mixed results are (1) other processes may be more important than competition on Mauritius, but not on La Reunion ; and (2) the results on La Reunion may simply be a statistical fluke.

KEY WORDS : Interspecific competition - La Réunion - Mascarenes - Mauritius - Morphology - Priority effect.

RÉSUMÉ
(travail original)

ÉTUDE DU ROLE DE LA COMPÉTITION SUR LA SURVIE DE PASSEREAUX INTRODUITS AUX ILES MASCAREIGNES (OCÉAN INDIEN)

Nous avons testé deux hypothèses pour savoir si la compétition influence la composition des populations de passereaux introduits dans l'île de La Réunion et dans l'île Maurice. Sur 16 espèces introduites à La Réunion et 15 à Maurice, 10 se sont maintenues à La Réunion et 9 à Maurice. La première hypothèse suppose que les espèces qui ont réussi à s'acclimater dans l'une ou l'autre île seraient celles qui ont été introduites alors que les autres espèces déjà importées étaient moins nombreuses. Nous avons donc cherché à mettre en évidence un tel effet de priorité en comparant le nombre d'espèces déjà importées (NSP) présentes au moment de l'introduction des espèces qui ont réussi avec le NSP des espèces qui ont échoué. Considérant que les espèces caractérisées par un NSP faible ont une plus grande probabilité de succès, nous avons estimé les probabilités d'acclimatation à partir de données concernant l'introduction de ces espèces sur d'autres îles que les Mascareignes et nous les avons comparées chez les espèces introduites récemment et dans le passé; aucune différence significative n'a été mise en évidence. La seconde hypothèse suppose que les espèces qui se sont maintenues seraient celles qui se distinguent morphologiquement des autres espèces. Nous avons testé cette seconde hypothèse par une analyse en composantes principales (ACP) suivie d'une seconde analyse par la méthode de l'Arbre de Longueur Minimale (Minimal Spanning Tree) sur des données de morphologie, en considérant que les espèces qui se sont maintenues seraient plus dispersées dans un espace de composants principaux et seraient distribuées plus régulièrement que des espèces prises au hasard. Nous avons observé un effet de priorité et une hyperdispersion morphologique à La Réunion mais pas à l'île Maurice. Ces résultats différents dans les deux îles ont deux explications plausibles: 1) La compétition serait bien le facteur le plus important à l'île de La Réunion qui permettrait aux populations de passereaux de se maintenir, alors qu'à l'île Maurice d'autres processus interviendraient; 2) les résultats obtenus à La Réunion seraient dus au hasard.

MOTS CLÉS : Compétition interspécifique - Ile de La Réunion - Mascareignes - Ile Maurice - Morphologie - Effet prioritaire.

* Manuscrit reçu le 25 septembre 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 12 mars 1996.

Source : MNHN

INTRODUCTION

A commonly observed phenomenon on oceanic islands is that some bird introductions succeed whereas others fail (LONG, 1981). In several studies, interspecific competition with previously introduced species has been implicated as a force that may limit introduction success : the Hawaiian islands (MOULTON & PIMM, 1983, 1987 ; MOULTON, 1985, 1993 ; MOULTON & LOCKWOOD 1992), Tahiti (LOCKWOOD *et al.* 1993), Bermuda (LOCKWOOD & MOULTON, 1994), St. Helena (BROOKE *et al.*, 1995). These studies all emphasize the importance of community-level properties in influencing invasion success. Alternatively, SIMBERLOFF & BOECKLEN (1991) for the Hawaiian islands and SIMBERLOFF (1992) for the Mascarenes have argued that species-level properties dominate, while R.P. DUNCAN (pers. comm.) suggests for New Zealand that propagule sizes and numbers of attempts are keys to which species survive. In situations where there have been few or no failed introductions there is little need to invoke the influence of community-level forces such as competition. But when the number of introductions climbs, it is logical to seek evidence for competition. SIMBERLOFF (1992) detailed the history of introductions of passeriform birds to the Mascarene islands and concluded that intrinsic forces were more important than extrinsic forces such as competition in influencing the outcomes of species' introductions, but he did not specifically test any competition hypotheses. The principal goal of this paper is to test two competition hypotheses that had previously been studied for birds of the islands listed above. The first of these involves a priority effect : did successfully introduced species tend to be those introduced when fewer other species were present ? A priority effect would constitute evidence for ongoing competition, unless the species that ultimately failed (by and large those introduced later) had intrinsic properties predisposing them to failure. The second test is for a pattern of morphological overdispersion. If competition is sufficiently intense to influence introduction success and extensive enough to affect the majority of species, the surviving species may be morphologically overdispersed. In other words the surviving set of species may be more different morphologically than expected by chance (e.g. MOULTON & PIMM, 1986, 1987 ; MOULTON & LOCKWOOD, 1992 ; LOCKWOOD *et al.*, 1993 ; MOULTON, 1993 ; LOCKWOOD & MOULTON, 1994 ; BROOKE *et al.*, 1995). SIMBERLOFF (1992) argued that the introduced and native species were allotopic, suggesting that competitive interactions among the introduced species would be largely with one another rather than with the native species. BARRÉ & BARAU (1982, p. 63) similarly suggest for La Réunion that the two sets of species largely occupy different habitats, with the introduced species primarily in anthropogenic habitats that did not exist before human colonization :

> *"Souvent anthropophiles, ces oiseaux [introduits] ne sont pas entrés en compétition avec les indigènes et n'ont semble-t-il pas eu d'effet néfaste sur le peuplement local. Ils ont d'ailleurs occupé des niches créées par l'homme après les défrichements et la mise en culture alors que les indigènes étaient refoulés vers la forêt ou avaient été exterminés, laissant ces nouveaux territoires vacants."*

The same general division of habitats obtains between introduced and native birds of the Hawaiian islands (MOULTON & PIMM, 1983). Thus, as in the studies cited above, we considered only introduced species as potential competitors of one another.

METHODS AND MATERIALS

INTRODUCED BIRDS OF LA RÉUNION AND MAURITIUS

The Mascarene archipelago comprises three islands : Mauritius, La Réunion, and Rodrigues. Rodrigues and Mauritius have been much more heavily deforested than La Réunion has (STRAHM, 1989 ; SIMBERLOFF, 1992). Rodrigues has had just six introductions, and of these five have succeeded thus far (SIMBERLOFF, 1992). Given the small number of introductions, we excluded Rodrigues from our analyses. Before one can seek patterns in failed introductions, some introductions must fail. Mauritius has had as many as 15 introductions of which nine have succeeded, while La Réunion has had as many as 16 introductions, of which ten were successes (SIMBERLOFF, 1992).

POTENTIAL PROBLEMS IN THE DATA

Data on avian introductions to the Mascarenes are, of course, incomplete. In some instances, dates of introduction or extinction may be incorrect, and there may have been unrecorded releases of both the listed species and others. Further, propagule sizes varied, which surely affects probability of initial survival (PIMM, 1991), and the habitat in which the introductions occurred may have suited some species better than others ; there are insufficient records to attempt to account for introduction effort, as R.P. DUNCAN (pers. comm.) has done for New Zealand birds. Nevertheless, these are the data that exist, and analogous data for other archipelagoes that have been examined suffer the same deficiencies. As in much of community ecology, one hopes that an important effect will be manifested even if one could have imagined better data.

Source : MNHN

Although it is unclear exactly when humans first arrived on the Mascarenes, introductions of birds on Mauritius and La Réunion began at least as early as the beginning of the 18th century (CHEKE, 1987 ; SIMBERLOFF, 1992). Two of the species introduced to La Réunion (*Foudia rubra* and *Emberiza hortulana*) had quite small propagules and may well have failed because of demographic reasons rather than competition (SIMBERLOFF, 1992). In the absence of additional information on propagule sizes of the other species (successful and failed), we conducted all our analyses with and without these two species. Likewise on Mauritius two species arguably should be excluded from our analyses. First is the Bourbon Starling *(Fregilupus varius)*, native to and presently extinct on La Réunion (see above discussion). Apparently the propagule size was also quite small (HACHISUKA, 1953) and so this species could be excluded on the same grounds as the two species mentioned above on La Réunion. The second species on Mauritius was the Pied Crow *(Corvus albus)*, which apparently vanished because humans exterminated it (BENEDICT, 1957). Thus one could argue that our analyses should not include these two species. Thus we conducted our analyses wherever possible with and without the four species mentioned above.

PRIORITY EFFECTS

To test for a priority effect on Mauritius and La Réunion, we ranked species by their dates of introduction. We then calculated the number of other introduced species present (NSP) on the respective island at the time of introduction and the eventual fate of each introduction : successful or failed. With a priority effect one would expect smaller NSP values among successful versus failed introductions. In conjunction with our test for priority effects, we also tested hypotheses related to the probabilities of successful colonization as estimated by SIMBERLOFF (1992) using data in LONG (1981) and SIMBERLOFF and BOECKLEN (1991). Thus we compared what might be termed "null" probabilities of success for early versus late introductions by tallying successes and failures of these same species on islands outside the Mascarenes. We also attempted to correlate the probabilities of success with dates of introduction. We thus aimed to test the hypothesis that species introduced to the Mascarenes early, when fewer other species were present, have the highest intrinsic chances for success. If this were so, then arguments that competition affected failed introductions would be weakened. Finally we compared the probabilities of success outside the Mascarenes of the species successfully introduced on La Réunion and Mauritius with those that failed.

MORPHOLOGICAL OVERDISPERSION

We measured museum specimens of 19 of the 20 passeriform species introduced on La Réunion and Mauritius. One species we did not measure *(Fregilupus varius)* was introduced onto Mauritius from La Réunion and is now extinct on both islands. Moreover, specimens for this species were not available ; the only 2 specimens in the United States are both preserved in fluid (HACHISUKA, 1953). Unfortunately, specimens of the introduced species collected from the Mascarenes were not readily available, so we measured available specimens regardless of where they were collected. As observed by LOCKWOOD *et al.* (1993), the impact on the analyses of not using specimens from the subject islands is likely small ; we doubt if morphological shifts occurred in the Mascarenes to the extent that would be needed to change the results of our analyses. A separate matter is the linkage between the variables we measured and ecological relationships. Two points merit mention here. First, the exact relationship between ecological features and the morphological traits we measured is unknown, although we believe that characteristics of the beak and overall body size of a species are likely to capture essential features of its ecology. Indeed, RICKLEFS & TRAVIS (1980) argued that an exact correlation between ecology and morphology is unnecessary to test hypotheses of community organization. Second, as stated above, we are primarily interested in subjecting the Mascarenes data to the same tests used for the other islands listed above. For two *(Foudia rubra)* to nine *(Lonchura oryzivora)* specimens of each species, we measured length of culmen from the nares to the tip of the beak, width and depth of the beak at the anterior margin of the nares, length of wing, and tail. These characteristics were identical to those used in similar studies (e.g., LOCKWOOD & MOULTON, 1994). We transformed the raw values by calculating common logarithms and then conducted a principal components analysis on the transformed data. Separate principal component analyses were conducted for each island. Following RICKLEFS & TRAVIS (1980), we factored the covariance matrix and obtained principal component scores for each species. The principal components formed a morphological space that we subsequently used in our tests for morphological overdispersion. We calculated principal component scores for all individuals and then used the average scores of each species for subsequent analyses. In order to measure the dispersion of the species in the morphologically defined space, we calculated the minimal spanning tree (MST) (see LOCKWOOD & MOULTON, 1994). The MST is the minimum of all possible sums of the n-1 segments that join n points (in this case species) in space. We calculated the MST for the surviving sets of species on each island and then compared these to distributions of 1000 MSTs calculated from sets of species

Source : MNHN

equal in size to the surviving sets of species on La Réunion and Mauritius but randomly drawn from the pools of all species introduced on each island. To make the random draws, we used a Monte Carlo procedure in which each species has an equal probability of being selected but can be selected only once in a particular random set. We constrained the random sets to include the same number of species as actually survive on the island as the statistic MST depends on sample size. Thus we randomly selected sets of ten species drawn from the pool of 16 species released on Réunion. Similarly we randomly selected sets of nine species drawn from the set of 15 species introduced to Mauritius. With morphological overdispersion we would expect observed MSTs to be larger than most (e.g., 95 %) random MSTs. Secondarily we would expect surviving species to be more evenly spaced than randomly selected sets of species (CASE *et al.*, 1983). To test these hypotheses we calculated standard deviations of the n-1 line segments comprising the MSTs. If the surviving species were indeed more evenly spaced we would expect the standard deviation of the line segments of the MST to be smaller than most (95 %) standard deviations of randomly generated MSTs (CASE *et al.*, 1983). In other analyses of this type, standard deviations of the MST segments typically increase with increasing total MST length. Thus we tested our hypotheses by comparing the observed standard deviations only to those from random MSTs that were as large as or larger than the observed MSTs.

RESULTS

PRIORITY EFFECT - LA RÉUNION

As many as 16 species of passeriform birds have been released on the island of La Réunion (see TAB. Ia), of which 10 have thus far survived (SIMBERLOFF, 1992). The first introduction occurred in 1700 and the most recent in 1972 (SIMBERLOFF, 1992). We first tested the hypothesis that successful introduced species on La Réunion were introduced when significantly fewer other introduced species were present (NSP). In this test we found that the mean NSP for successful species was 5.1 whereas that of the failed introductions was 8.33. In a Mann-Whitney U-test, this difference was significant (approximate $X^2 = 5.281$, $p = 0.022$). Although evidence of a priority effect is consistent with the competition hypothesis, such a pattern could also result from species-level factors. As a test of this hypothesis we calculated a probability of success value (PS) for the 13 species introduced in at least one locality other than the Mascarene Islands. If species introduced earlier happened also to be those with high PS values, it might appear that there was a priority effect regardless of whether or not the ultimate pattern of success was influenced by competition (SIMBERLOFF & BOECKLEN, 1991). We performed this test by comparing PS values for "early" versus "late" introductions using both the mean (1811) and median (1803) dates for all introductions to categorize the introductions as early or late. In both cases there was not a significant difference in PS values between early and late introductions (mean, 8

TABLE Ia.– Introduced passeriforms of La Reunion ranked by date of introduction, and number of other introduced species (NSP) present at time of introduction. Species in parentheses were unsuccessful, and their dates of extinction are also listed.

Passereaux introduits à l'île de La Réunion. Classement en fonction de la date de leur introduction et du nombre des autres espèces déjà introduites (NSP). Les espèces disparues sont mentionnées entre parenthèses ainsi que la date de leur disparition.

SPECIES	DATE	NSP
Estrilda astrild (Ea)	1700	2
Amandava amandava (Aa)	1700	2
Lonchura punctulata (Lp)	1700	2
Serinus canicollis (Sc)	1750	4
Serinus mozambicus (Sm)	1750	4
(Lonchura striata, Ls)	1757-1757	5
Acridotheres tristis (At)	1762	5
(Lonchura oryzivora, Lo)	1800-1865	6
Foudia madagascariensis (Fm)	1806	7
Passer domesticus (Pd)	1845	8
(Amadina fasciata, Af)	1863-1863	10
(Estrilda melpoda, Em)	1863-1863	10
(Emberiza hortulana, Eh)	1863-1863	10
Ploceus cucullatus, Pc)	1880	8
(Foudia rubra, Fr)	1971-1971	9
Pycnonotus jocosus (Pj)	1972	9

TABLE Ib.– Introduced passeriforms of Mauritius ranked by date of introduction, and number of other introduced species (NSP) present at time of introduction. Species in parentheses were unsuccessful, and their dates of extinction arealso listed.

Passereaux introduits à l'île Maurice. Classement en fonction de la date de leur introduction et du nombre des autres espèces déjà introduites (NSP). Les espèces disparues sont mentionnées entre parenthèses ainsi que la date de leur disparition.

SPECIES	DATE	NSP
(Serinus canicullis (Sc)	1750-1922	0
(Amandava amandava, Aa)	1753-1901	1
Serinus mozambicus, Sm)	1759	3
(Lonchura oryzivora, Lo)	1759-1892	3
Acridotheres tristis, At)	1762	4
(Corvus albus, Ca))	1768-1858	5
Lonchura punctulata, Lp)	1773	7
Foudia madagascariensis, Fm)	1773	7
Estilda astrild, Ea)	1800	8
(Fregilupus varius, Fv))	1837-1837	9
Passer domesticus, Pd)	1856	9
Pycnonotus jocosus, Pj)	1886	10
Ploceus cucullatus, Pc)	1886	10
(Sturnus roseus, Sr))	1892-1892	10
Corvus splendens, Cs)	1910	8

Source : MNHN

early and 5 late introductions : Mann-Whitney approximate $X^2 = 0.086$, $p = 0.769$; median, 7 early and 6 late introductions : Mann-Whitney approximate $X^2 = 0.252$, $p = 0.616$). Moreover, in a Spearman rank-correlation between date of introduction and PS values, again there was no significant relationship between these two variables (Spearman's rho = 0.204, p = 0.50). If species-level factors were dominant, then one might predict that successfully introduced species would simply be species with higher PS values than unsuccessful species. In this test we were only able to compare PS values for the ten successful species with three of the failed introductions. Nevertheless the difference between PS values of these two groups was not significant (Mann-Whitney approximate $X^2 = 0.259$, $p = 0.611$). Subsequently we repeated our tests after excluding the two species mentioned above. Recall that these two species *(Emberiza hortulana* and *Foudia rubra)* had tiny propagule sizes and may well have failed for reasons related to this fact rather than to competition. In the first test the trend toward a priority effect remains significant only as a one-tailed probability (Mann-Whitney approximate $X^2 = 2.69$, $p = 0.05$ one-tailed). In the remaining tests we were left with PS values for only 12 of the 14 species. Nevertheless these results did not vary from our initial results. We again used the mean and median to categorize early and late introductions, but here the two analyses were identical. We observed a marginally significant difference between PS values for "early" and "late" introductions (Mann-Whitney approximate $X^2 = 2.58$, $p = 0.05$ one-tailed). However, here the late introductions had greater PS values than the early introductions did ($PS_{late} = 0.8725$; $PS_{early} = 0.6315$), the reverse of what the species-level hypothesis predicts (SIMBERLOFF & BOECKLEN, 1991). In a Spearman rank correlation test we found that PS again was not related significantly to date of introduction (Spearman rho = 0.386, p = 0.215). Finally we found that PS values did not differ between successful and failed introductions (Mann-Whitney approximate $X^2 = 0.105$, $p = 0.75$).

PRIORITY EFFECT - MAURITIUS

Nine species of introduced passeriforms from the pool of as many as 15 species (SIMBERLOFF, 1992) have successfully invaded Mauritius (TAB. 1b). Mean NSP value for successful introductions on Mauritius was 7.11, whereas mean NSP for failed species was 3.5. In our test for a priority effect we found that NSP values for successful versus failed introductions did not differ significantly (Mann-Whitney approximate $X^2 = 1.409$, $p = 0.235$). As noted above, we repeated this test without *Fregilupus varius* and *Corvus albus*. The result was unchanged (Mann-Whitney approximate $X^2 = 2.46$, $p = 0.12$). We note that the competition hypothesis predicts that there would be significantly fewer species

TABLE IIa.– Eigenvalues and amount of variance accounted for by each principal component for La Reunion (16 species).

Valeurs propres et pourcentages de variance attribués à chaque composante principale pour La Réunion (16 espèces).

Principal Component	Eigenvalue	Proportion of Variance
1	0.036020	0.5946
2	0.018407	0.3038

TABLE IIb.– Eigenvalues and amount of variance accounted for by each principal component for La Réunion (14 species).

Valeurs propres et pourcentages de variance attribués à chaque composante principale pour La Réunion (14 espèces).

Principal Component	Eigenvalue	Proportion of Variance
1	0.039409	0.632
2	0.016888	0.271

TABLE IIIa.– Correlation coefficients and probability levels (in parentheses) between log-transformed variables and means of principal component scores 1 and 2 for La Réunion (16 species).

Coefficients de corrélation et niveaux de probabilités (entre parenthèses) entre les variables transformées en valeurs logarithmiques et les moyennes des coordonnées des composantes principales 1 et 2 pour La Réunion (16 espèces).

	MLW	MLNCU	MLND	MLNW	MLTAIL
PRIN1	0.890 (0.0001)	92 (0.0001)	0.65 (0.007)	0.66 (0.005)	0.69 (0.003)
PRIN2	-0.41 ns	0.14 ns	0.66 (0.005)	0.61 (0.011)	-0.70 (0.003)

TABLE IIIb.– Correlation coefficients and probability levels (in parentheses) between log-transformed variables and means of principal component scores 1 and 2 for La Réunion (14 species).

Coefficients de corrélation et niveaux de probabilités (entre parenthèses) entre les variables transformées en valeurs logarithmiques et les moyennes des coordonnées des composantes principales 1 et 2 pour La Réunion (14 espèces).

	MLW	MLNCU	MLND	MLNW	MLTAIL
PRIN1	0.90 (0.0001)	0.95 (0.0001)	0.68 (0.008)	0.72 (0.0035)	0.70 (0.0056)
PRIN2	-0.37 ns	0.09 ns	0.64 (0.014)	0.56 (0.036)	-0.69 (0.0061)

(ML = mean of the log-transformed values ; W : length of wind ; NCU = length of culmen from the nares to the tip of the beak ; ND, NW = depth and width of the beak at the anterior margin of the nares ; TAIL = length of tail ; PRIN = principal Component).

Source : MNHN

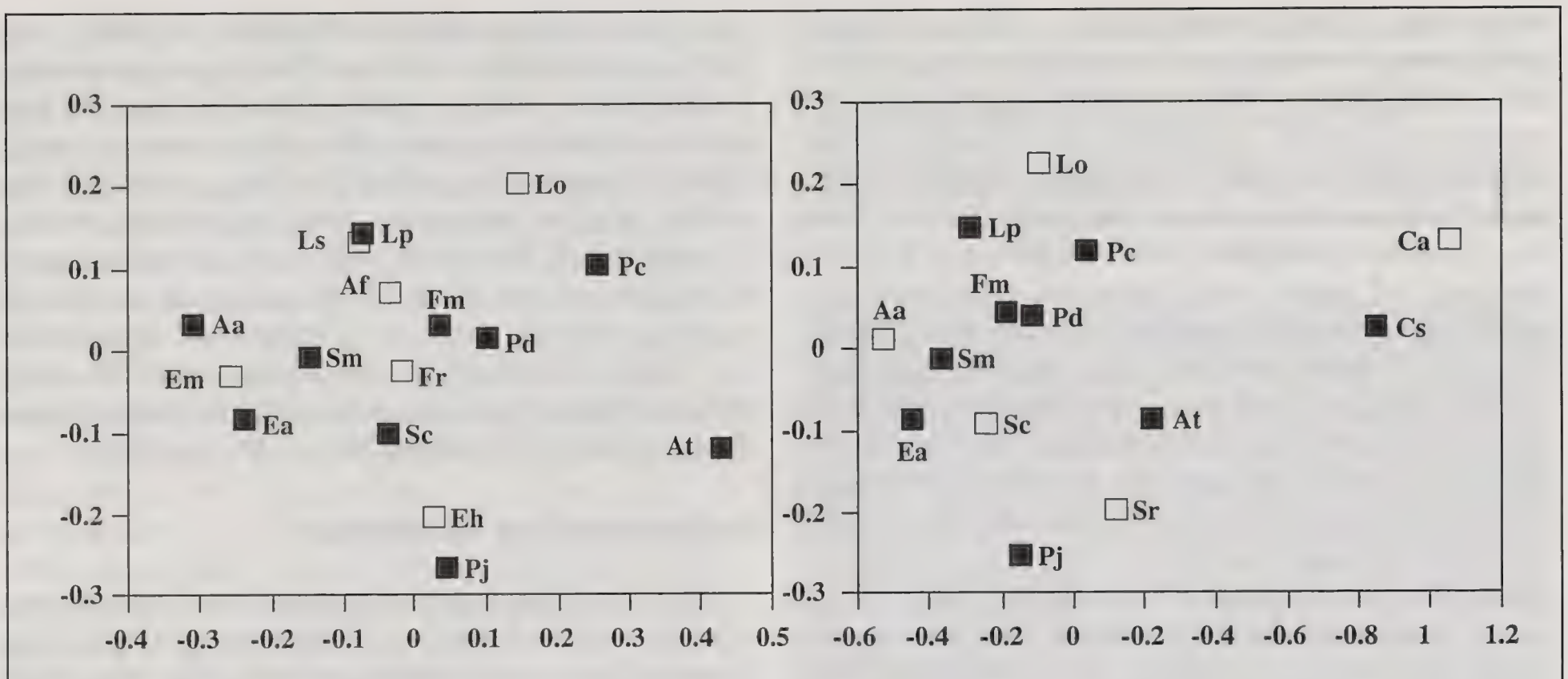


FIG. 1.– Dispersion of introduced species on La Réunion in a morphological space. Abbreviations as in Table Ia. Black boxes are successes, white boxes are failures.

Dispersion des espèces introduites à l'île de La Réunion dans un espace morphologique (plan des deux axes principaux de l'ACP). Les abréviations sont celles utilisées dans le tableau Ia. Les carrés noirs représentent les espèces qui se sont maintenues et les carrés blancs les espèces qui ont disparu.

FIG. 2.– Dispersion of introduced species on Mauritius in a morphological space. Abbreviations as in Table Ib. Black boxes are successes, white boxes are failures.

Dispersion des espèces introduites à l'île Maurice dans un espace morphologique (plan des deux axes principaux de l'ACP). Les abréviations sont celles utilisées dans le tableau Ia. Les carrés noirs représentent les espèces qui se sont maintenues et les carrés blancs les espèces qui ont disparu.

present when successful species are introduced. The NSP values for Mauritius are the reverse of this prediction. In the absence of a priority effect, tests of PS values are not necessary, but for consistency we conducted the same test as on La Réunion. We were able to calculate PS values for 12 species. We compared PS values for early and late introductions as indicated by the mean and median dates of introduction and found no significant difference (mean ; 8 early, 4 late ; Mann-Whitney approximate $X^2 = 0.065$, $p = 0.80$: median ; 5 early, 7 late ; Mann-Whitney approximate $X^2 = 1.49$, $p = 0.22$). As on La Réunion, date of introduction was uncorrelated with PS (Spearman rho = 0.34, $p = 0.272$). This result is identical to the initial test because we could not calculate PS values for *F. varius* or *C. albus*. Finally we compared PS values between successful and failed introductions. Again we did not observe a significant difference (Mann-Whitney approximate $X^2 = 1.45$, $p = 0.23$).

MORPHOLOGICAL ANALYSIS - LA RÉUNION

In our principal components analysis only the first two principal components accounted for more than an average amount of the total variance. In combination these principal components accounted for nearly 90 % of the total variance. Thus we excluded principal components 3-5 as each of these accounted for less than 5 % of the total variance. Eigenvalues and amount of variance accounted for by each are listed in Table II. A correlation analysis of raw variable values with principal component scores facilitates interpretation of the scores. Correlations between means of the log-transformed values and principal component scores are listed in Table III. The first principal component was significantly positively correlated with logs of all raw variables. The highest correlations were with logs of wing and culmen lengths. The best interpretation of this principal component is that it represents the overall size of the birds. There were significant positive correlations of the second principal component with logs of beak depth and width, and a significant negative correlation with log of tail length. This principal component may thus be interpreted as a measure of beak thickness relative to tail length. Figure 1 illustrates the relative positions of the species in the two dimensional space defined by the first two principal components. In the test for morphological overdispersion, just 80 of the 1000 randomly generated MSTs (0.08) were as long as or longer than the observed MST. In terms of even spacing among the surviving set of species, 218 of the random standard deviations (0.218) were as small as or smaller than the standard deviation of the line segments comprising the MST of the surviving set of species. However, of the 80 MSTs that equalled or exceeded the length of the observed MST, only 3 had standard deviations of the line segments

Source : MNHN

that were as small as or smaller than the observed standard deviation. We repeated tests for morphological overdispersion after completing a separate principal components analysis on the 14 species remaining when we excluded *Emberiza hortulana* and *Foudia rubra*. This principal components analysis was very similar to our initial analysis. Again the first two principal components accounted for about 90 % of the total variance (TAB. IIb), and correlations between the log-transformed variables and the principal component scores are very similar to those in our initial analysis (TAB. IIIb). Here there were only 1001 possible combinations of 10 species randomly selected from 14. Thus we calculated the MSTs and standard deviations for all 1001 combinations. Of these combinations, 181 had MSTs greater than or equal to the actual MST. Moreover, 21 of the 181 had standard deviations smaller than or equal to the actual standard deviation. Thus the surviving introduced passeriforms appear morphologically overdispersed.

MORPHOLOGICAL ANALYSIS - MAURITIUS

The principal components analyses for Mauritius differed somewhat from those on La Réunion in that the first principal component accounted for much more of the variance and the second one much less. Indeed, this morphological space is essentially one-dimensional. Nevertheless, for the sake of consistency we again retained the first two principal components. These accounted for 97 % of the total variance, and none of the remaining principal components accounted for an average amount of the variance (TAB. IVa). Correlations between log-transformed variables and principal components (TAB. Va) were very similar to those in the La Réunion analyses. There are 2002 possible ways of drawing nine species from 14. Recall that although 15 species have been released on Mauritius, we were unable to obtain measurements for *Fregilupus varius*. In our simulation we found that 791 of 1000 MSTs exceeded or equaled the MST for surviving species, and of these 290 had standard deviations that were as small as or smaller than that of the set of surviving species. As mentioned previously, one species *(Corvus albus)* included in our analysis may have been exterminated by humans and might properly be excluded on these grounds. Thus we redid our analysis excluding this species. The principal components analysis was qualitatively very similar to the initial analysis for Mauritius (TAB. IVb & Vb). There are 715 possible ways to select nine species from 13. Of these, 355 had MSTs greater than or equal to the survivors' MST, and of these 189 were equally or more evenly spaced as indexed by their standard deviations. Thus there is no support for the hypothesis that the surviving passeriforms are morphologically overdispersed.

DISCUSSION

Despite the apparent similarity in introduced avifaunas of La Réunion and Mauritius, results from our tests

TABLE IVa.– Eigenvalues and amount of variance accounted for by each principal component for Mauritius (14 species).

Valeurs propres et pourcentages de variance attribués à chaque composante principale pour l'île Maurice (14 espèces).

Principal Component	Eigenvalue	Proportion of Variance
1	0.195422	0.89
2	0.018394	0.08

TABLE IVb.– Eigenvalues and amount of variance accounted for by each principal component for Mauritius (13 species).

Valeurs propres et pourcentages de variance attribués à chaque composante principale pour l'île Maurice (13 espèces).

Principal Component	Eigenvalue	Proportion of Variance
1	0.116907	0.82
2	0.019769	0.14

TABLE Va.– Correlation coefficients and probability levels (in parentheses) between log-transformed variables and mean of principal component scores 1 and 2 for Mauritius (14 species).

Coefficients de corrélation et niveaux de probabilités (entre parenthèses) entre les variables transformées en valeurs logarithmiques et les moyennes des coordonnées des composantes principales 1 et 2 pour l'île Maurice (14 espèces).

	MLW	MLNCU	MLND	MLNW	MLTAIL
PRIN1	0.98 (0.0001)	0.98 (0.0001)	0.92 (0.0001)	0.85 (0.0001)	0.94 (0.0001)
PRIN2	-0.14 ns	0.08 ns	0.38 ns	0.50 (0.07)	-0.28 ns

TABLE Vb.– Correlation coefficients and probability levels (in parentheses) between log-transformed variables and means of principal component scores 1and 2 for Mauritius (13 species).

Coefficients de corrélation et niveaux de probabilités (entre parenthèses) entre les variables transformées en valeurs logarithmiques et les moyennes des coordonnées des composantes principales 1 et 2 pour l'île Maurice (13 espèces).

	MLW	MLNCU	MLND	MLNW	MLTAIL
PRIN1	0.97 (0.0001)	0.98 (0.0001)	0.86 (0.0001)	0.76 (0.0028)	0.90 (0.0001)
PRIN2	-0.20 ns	0.09 ns	0.48 ns	0.61 (0.03)	-0.37 ns

Source : MNHN

of two competition hypotheses are opposite on the two islands. La Réunion shows both a priority effect and morphological overdispersion whereas Mauritius shows neither. There are at least two possible explanations.

The first explanation involves inter-island differences including extent and types of habitat, effects of different non-avian species, and differences in levels of human activities. Included in this explanation is the idea that forces other than competition dominate on Mauritius. If the island environments are very different, then one might also expect differences in the effects of competition. Although the islands are similar in overall size (La Réunion encompasses 2512 km^2 and Mauritius 1865 km^2), they differ in elevation, as 61 % of the surface of La Réunion is above 1000 m in elevation whereas the highest point on Mauritius is only 828 m (CHEKE, 1987a). This difference could lead to major differences in amount and/or diversity of habitats. As for non-avian species, CHEKE (1987b,c) suggested that densities of birds on Mauritius may tend to be lower than on La Réunion partly because of introduced monkeys *(Macaca fasicularis)*. Monkeys can have a variety of effects ranging from spreading of noxious plants to competition for food to predation (CHEKE, 1987b, SAFFORD & JONES, 1993). Finally, differences in levels of human activities could lead to different results on the different islands. Both Mauritius and La Réunion have been subjected to timber harvest, but La Réunion retains much more native forest (65,000 ha) than Mauritius does (2,000 ha) (references in Simberloff 1992). However, as the introduced birds are found largely in anthropogenous habitats (SIMBERLOFF, 1992), it is not obvious that deforestation differences alone should generate differences in interspecific competition.

The second explanation for the different results for the two islands is that interspecific competition has simply not been a dominant force for birds introduced to the Mascarenes. It is not inconceivable that the different results of these analyses are a statistical fluke. Of the six introduced passeriforms that have gone extinct on La Réunion, five did so within a year (references in SIMBERLOFF, 1992) ; the only exception is the Java Sparrow, which persisted approximately 65 years. It is, of course, entirely possible that the reason for these fast extinctions was too many previously introduced species of too similar morphology, as our tests were designed to explore. However, the fact that these extinctions were so rapid arouses suspicions that they disappeared for reasons unrelated to interspecific interactions - for example, demographic stochasticity. Many sizable propagules of birds have disappeared for no obvious reason (examples in LONG, 1981), even when the habitat was suitable and there was no hint of competitive exclusion. For example, two substantial propagules of the House Sparrow *(Passer domesticus)* disappeared without issue in two successive years after release in the same site (Brooklyn) in the United States. A similar propagule the very next year survived in the same site and precipitated an invasion that eventually covered much of North America (LONG, 1981). No evident change in the Brooklyn avifauna over these three years could account for this difference. On Mauritius, by contrast, of the six introduced passeriforms that have disappeared, only two of them (the Réunion Starling and the Rose-colored Starling) did so within a year, while the other four species dwindled to extinction over 90 to 172 years (references in SIMBERLOFF, 1992). Such a decline after establishment seems more consistent with the idea that these birds were outcompeted, though the results of the present paper are exactly in the opposite direction. At least we can rule out the hypothesis of immediate loss owing to demographic stochasticity. For these four, no strong observational data implicate competition or exculpate it. For one of these species, the Red Avadat *(Amandava amandava)*, CHEKE (1987a) suggested competition from the Common Waxbill *(Estrilda astrild)*, introduced approximately contemporaneously, while BENEDICT (1957) felt that a cyclone at least delivered the coup de grace. For the Yellow-crowned Canary *(Serinus canicollis)*, various authors have suggested a cyclone, trapping, and disease as the proximate cause of extinction (references in CHEKE, 1987a). For the Java Sparrow *(Lonchura oryzivora)*, again a cyclone and hunting have been proposed as proximate cause of extinction, as has the replacement of cereal crops by sugarcane (references in SIMBERLOFF, 1992). As noted above, hunting is believed to have eliminated the Pied Crow *(Corvus albus)*. However, in all four cases, one might ask not about the proximate cause of extinction but the ultimate cause (SIMBERLOFF, 1986). Might competition acting over the long term have reduced the populations of these species to the point that hunting or a cyclone could have finished off the remnants ? Finally, we emphasize that all of these results may be colored by the fact that other failed introductions were never recorded. SIMBERLOFF (1992) listed three passeriform species introduced to La Réunion and one to Mauritius for which the information simply does not permit species identification. JONES (1995) lists four other possibilities for Mauritius. In 1801, the Canary *(Serinus canaria)*, Bullfinch *(Pyrrhula pyrrhula)*, and Goldfinch *(Carduelis carduelis)* may have been introduced. If so, they must have disappeared very quickly, as none have been recorded since. In the mid-1960s, approximately a dozen Réunion Black Bulbul *(Hypsipetes borbonica)* were introduced to Mauritius with the intention that they would hybridize with the threatened closely related Mauritius Black Bulbul *(H. olivaceus)*, but this introduction apparently failed, thankfully !

Source : MNHN

ACKNOWLEDGMENTS

We especially thank Dr. Gary GRAVES at the U.S. Museum of Natural History and Dr. Mary LECROY of the American Museum of National History for providing us access to specimens in their care. We thank Carl JONES and Richard P. DUNCAN for sending us early drafts of unpublished manuscripts and L.J. JUSTICE for helping prepare the figures. This paper is contribution number R-04759 of the Florida Agricultural Experiment Station.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Parmi les espèces de passereaux introduites à l'île de La Réunion et à l'île Maurice, quelques unes ont établi des populations et d'autres ont disparu. Pour savoir dans quelle mesure ce phénomène serait lié à la compétition interspécifique, nous avons testé deux hypothèses. La première suppose que les espèces qui se sont maintenues seraient celles qui ont été introduites alors que les autres espèces déjà importées étaient moins nombreuses. Dans la seconde hypothèse, les espèces qui se sont acclimatées seraient celles qui se distinguent morphologiquement des autres espèces.

Les importations de passereaux dans l'île de La Réunion et dans l'île Maurice ont eu lieu principalement au XVIII^{e} et au XIX^{e} siècle, les dernières en date remontant à 1971 et 1972. Nous avons donc commencé par établir l'inventaire des différentes espèces introduites dans les deux îles (TAB. I) en estimant, pour chacune, le nombre des autres espèces déjà importées au moment de l'introduction (NSP). Nous avons alors testé la première hypothèse en comparant le NSP des espèces qui ont réussi avec le NSP des espèces qui ont échoué. Sur l'île de La Réunion, nous avons obtenu un NSP moyen de 5.1 pour les espèces qui se sont maintenues et de 8.3 pour les espèces qui ont disparu (différence significative), ce qui indique un effet de priorité. Par contre, cet effet n'a pas été apparent sur l'île Maurice avec un NSP moyen de 7.1 pour les espèces qui se sont maintenues et de 3.5 pour les autres (différence non significative). Nous avons estimé également les probabilités d'acclimatation à partir de données obtenues pour ces espèces sur d'autres îles que les Mascareignes. Nous avons comparées ces probabilités chez les espèces introduites récemment et dans le passé. Aucune différence significative n'a été mise en évidence. Il ne semble donc pas que les espèces installées durablement à La Réunion ou à l'île Maurice aient une aptitude plus grande à la survie sur d'autres îles que les espèces qui ont disparu.

Nous avons testé la seconde hypothèse, c'est-à-dire l'importance de la morphologie, par une analyse en composantes principales (ACP). Nous avons réalisé une première ACP sur l'ensemble des espèces introduites et une seconde en excluant les espèces disparues pour d'autres raisons que la compétition, notamment d'ordre démographique. Les analyses ont porté sur deux groupes de 16 et 14 espèces pour La Réunion (TAB. II et III), et deux groupes de 14 et 13 espèces pour l'île Maurice (TAB. IV et V). Les résultats de l'ACP ont été différents pour les deux îles. Pour La Réunion, plus de 90 % de la variance a été pris en compte par les deux axes principaux (axe 1 : taille totale des oiseaux ; axe 2 : épaisseur du bec en fonction de la longueur de la queue). Par contre, pour l'île Maurice, 80 à 90 % de la variance a été pris en compte uniquement par l'axe 1. L'ACP a été suivie d'une analyse par la méthode statistique de l'Arbre de Longueur Minimale (Minimal Spanning Tree) qui a permis d'estimer un espace morphologique, à deux dimensions pour les espèces de La Réunion et pour celles de l'île Maurice (FIG. 1 et 2). Nous avons calculé les valeurs de MST pour les groupes d'espèces qui se sont maintenues dans chaque île et nous les avons comparées avec les valeurs de MSTs calculées pour des groupes d'espèces pris au hasard mais comportant le même nombre d'espèces que les groupes qui se sont maintenus. Pour La Réunion, plus de 92 % des valeurs de MST ont été supérieures aux valeurs de MSTs. On en a déduit une hyperdispersion morphologique pour les espèces qui se sont maintenues. Pour l'île Maurice, en revanche, seulement 20 % des valeurs de MST ont été plus élevées, ce qui n'est pas suffisant pour mettre en évidence une hyperdispersion.

L'effet de priorité et l'hyperdispersion morphologique montrent que la compétition joue un rôle clé dans l'acclimatation des passereaux dans l'île de La Réunion. Par contre, dans l'île Maurice, d'autres processus seraient plus importants, bien que les espèces importées soient très semblables à celles introduites à la Réunion. Deux explications peuvent être avancées. Premièrement, La Réunion diffère de l'île Maurice du point de vue de l'habitat, du degré d'activité humaine et des autres espèces introduites en dehors des oiseaux. Il est donc possible que l'intensité de la compétition chez les passereaux soit liée aux conditions écologiques propres à chaque île. Deuxièmement, les résultats obtenus à La Réunion pourraient être dus au hasard. Des 6 espèces disparues à la Réunion, 5 l'ont été en moins d'un an tandis que la sixième s'est maintenue durant 65 ans. Ces cinq disparitions sont trop rapides pour être liées à la compétition. Elles pourraient par contre être le résultat de contingences démographiques. En revanche, à l'île Maurice, 4 des 6 espèces ont disparu après au moins un siècle. Il se peut que ces populations aient diminué à cause de la compétition jusqu'à une taille minimale à partir de laquelle d'autres facteurs (par exemple d'ordre climatique comme un cyclone) les auraient totalement éliminées. Pour expliquer les disparitions de passereaux à l'île de La Réunion et à l'île Maurice, il est donc nécessaire de distinguer les causes actuelles et les causes passées. Par ailleurs, les données sur les oiseaux introduits aux îles Mascareignes sont loin d'être parfaites. Il est possible que des introductions d'espèces soient passées inaperçues, ce qui a pu fausser les résultats.

REFERENCES

BARRÉ, N., & BARAU A., 1982.– *Oiseaux de la Réunion.* St. Denis : Imprimerie Arts Graphiques Modernes.

BENEDICT, B., 1957.– The immigrant birds of Mauritius. *Avic. Magazine,* 63 : 155-157.

BROOKE, R.K., M.P. MOULTON & LOCKWOOD J.L., 1995.– Patterns of success in passeriform introductions on Saint Helena. *Œcologia,* 103 : 337-342.

CASE, T.J., J. FAABORG & SIDELL R., 1983.– The role of body size in the assembly of West Indian bird communities. *Evolution,* 37 : 1062-1074.

CHEKE, A.S., 1987a.– An ecological history of the Mascarene Islands, with particular reference to extinctions and introductions of land vertebrates. *In :* DIAMOND, A.W. (ed.), *Studies of Mascarene Island Birds :* 5-89. Cambridge : Cambridge University Press.

CHEKE, A.S., 1987b.– The ecology of the smaller land-birds of Mauritius. In DIAMOND, A.W. (ed.), *Studies of Mascarene Island Birds :* 151-207. Cambridge : Cambridge University Press.

CHEKE, A.S., 1987c.– The ecology of the surviving native land-birds of Réunion. In DIAMOND, A.W. (ed.), *Studies of Mascarene Island Birds :* 301-358. Cambridge : Cambridge University Press.

HACHISUKA, C. 1953.– *The Dodo and Kindred Birds, or the Extinct Birds of the Mascarene Islands.* London : H.F. & G. Witherby.

JONES, C.G. 1995.– *Bird introductions and re-introductions to*

Source : MNHN

Mauritius, Indian Ocean, interactions with the native bird community and factors controlling their numbers and distribution. Ms. subm.

LOCKWOOD, J.L., M.P. MOULTON & ANDERSON S.K., 1993.– Morphological assortment and the assembly of communities of introduced passerines on oceanic islands : Tahiti vs. Oahu. *American Naturalist*, 141 : 398-408

LOCKWOOD, J.L., & MOULTON M.P., 1994.– Ecomorphological pattern in Bermuda birds : the influence of competition and implications for nature preserves. *Evolutionary Ecology*, 8 : 53-60

LONG, J.L., 1981.– *Introduced Birds of the World*. New York : Universe.

MOULTON, M.P., 1985.– Morphological similarity and the coexistence of congeners : an experimental test using introduced Hawaiian birds. *Oikos*, 44 . 301-305.

MOULTON, M.P., 1993.– The all-or-none pattern in introduced Hawaiian passeriforms : the role of competition sustained. *American Naturalist*, 140 : 105-119.

MOULTON, M.P. & LOCKWOOD J.L., 1992.– Morphological dispersion of introduced Hawaiian finches : evidence for competition and a Narcissus effect. *Evolutionary Ecology*, 6 : 45-55.

MOULTON, M.P. & PIMM S L , 1983.– The introduced Hawaiian avifauna : biogeographic evidence for competition. *American Naturalist*, 121 : 669-690.

MOULTON, M P. & PIMM S.L., 1987.– Morphological assortment in introduced Hawaiian passerines. *Evolutionary Ecology*, 1 : 113-124

PIMM, S.L., 1991 – *The Balance of Nature ?* Chicago : University of Chicago Press

RICKLEFS, R E. & TRAVIS J., 1980 – A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk*, 97 : 321-328

SAFFORD, R.J. & JONES C.G., 1993.– Habitat management for conservation of the native passerine birds of Mauritius. *Proc Roy. Soc. Arts and Sciences of Mauritius*, V (III) : 21-32.

SIMBERLOFF, D., 1986.– The proximate causes of extinction. In D.M. RAUP & D. JABLONSKI (eds.), *Patterns and Processes in the History of Life* : 259-276. Berlin : Springer-Verlag

SIMBERLOFF, D., 1992 – Extinction, survival, and the effects of birds introduced to the Mascarenes *Acta Œcologica*, 13 : 663-678

SIMBERLOFF, D., & BOECKLEN W.– 1991.– Patterns of extinction in the introduced Hawaiian avifauna : a reexamination of the role of competition. American Naturalist 138 : 300-327.

STRAHM, W., 1989.– *Plant Red Data Book for Rodrigues*. Konigstein, Germany : Koeltz Scientific Books.

TERBORGH, J. & FAABORG J., 1980.– Saturation of bird communities in the West Indies. *American Naturalist*, 116 : 178-195.

Écologie, t. 27 (3) 1996 : 153-169

LES GRANDS TRAITS DE L'HISTOIRE DE LA VÉGÉTATION DES MONTAGNES MÉDITERRANÉENNES OCCIDENTALES*

Maurice REILLE, Valérie ANDRIEU et Jacques-Louis de BEAULIEU

Laboratoire de botanique historique et palynologie,
I.M.E.P., URA CNRS 1152, Case 451, 13397 Marseille cedex 20, France

SUMMARY
(original scientific paper)

THE MAIN FEATURES OF THE VEGETATION HISTORY IN WESTERN MEDITERRANEAN MOUNTAINS.
During the late-Glacial, at about 11 000 years B.P., the northern Mediterranean mountains were subjected to forest dynamics involving successively Juniperus, Betula, *and* Pinus, *whereas in more southern mountains (Andalousia, North Africa),* Quercus ilex *and* deciduous Quercus *became established.*
Beetween 11 000 and 10 000 B.P., the climate deterioration of the Younger Dryas caused a forest decline and an expansion of steppe species.
The last climate improvement led to an optimum between 8 000 and 7 000 B.P. marked by the appearance of the most mesophilous vegetation types in the whole interglacial. In this vegetation cover the deciduous oak forest was dominant, along with fir forests in the north and cedar forests in the Rif.
In the latter part of the Postglacial, human action led to a diversification of vegetation, the major consequences of which was the replacement of the deciduous oak forest by the sclerophilous oak forest, the expansion of Fagus *and* Carpinus *at the expense of* Abies *and the widespread expansion of maquis, garrigues and matorals.*

KEY WORDS : Pollen analysis - Vegetation successions - Western Mediterranean.

RÉSUMÉ
(article original)

Au Tardiglaciaire, vers 11 000 B.P., les montagnes du nord de la Méditerranée connaissent une dynamique forestière mettant en jeu successivement Juniperus, Betula *et* Pinus, *alors que dans les montagnes plus méridionales (Andalousie, Afrique du Nord), ce sont* Quercus ilex *et des* Quercus *à feuillage caduc qui s'installent.*
Entre 11 000 et 10 000 B.P., la péjoration climatique du Dryas récent occasionne partout une rétraction forestière et un redéploiement des steppes.
L'amélioration climatique définitive aboutira à un optimum atteint entre 8 000 et 7 000 B.P. pendant lequel se rencontreront les végétations les plus mésophiles de tout l'interglaciaire. Parmi ces végétations, les chênaies caducifoliées tiennent la plus grande place. Elles ne partagent le terrain qu'avec les sapinières au nord et les cédraies dans le Rif.
Pendant la seconde moitié du Postglaciaire, l'action humaine conduit à une diversification des végétations dont les principales conséquences sont l'émergence des chênaies sclérophylles qui se substituent aux chênaies caducifoliées, l'expansion du Hêtre et du Charme aux dépens du Sapin et enfin une généralisation des maquis, garrigues et matorals.

MOTS CLÉS : Analyses polliniques - Successions végétales postglaciaires - Méditerranée occidentale.

INTRODUCTION

L'analyse pollinique s'est révélée au cours des 60 dernières années comme un outil de reconstitution des environnements végétaux passés du fait de trois "merveilleuses" caractéristiques des grains de pollen : (1) grande variété des formes de leur paroi externe (exine), (2) production et dispersion en très grand nombre, (3) nature chimique de l'exine lui assurant une bonne conservation après enfouissement à l'abri de l'air (REILLE, 1990a).

Une corrélation directe entre divers types de formations végétales et les pluies polliniques qu'elles émettent et

* Manuscrit reçu le 23 février 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 17 mai 1996.

Source : MNHN

qui se déposent à la surface des "piège à pollen" que constituent les tourbières ou les fonds de lacs avoisinants a été démontrée par des méthodes statistiques semi-empiriques et maintenant par des modèles mathématiques sophistiqués (SUGITA, 1992). Par référence à ces modèles actuels, les assemblages polliniques anciens retrouvés dans les séquences sédimentaires correspondant à ces types de milieux récepteurs permettent d'inférer les successions des végétations et des paramètres environnementaux qui leur sont associés (fonctions de transfert : GUIOT, 1990).

Cependant cette trilogie présente des éléments de faiblesse qui font que l'analyse pollinique n'est pas performante partout, et les régions méditerranéennes sont certainement parmi les moins propices à l'application de l'analyse pollinique pour deux raisons :

1) leur climat n'est pas favorable au développement de zones humides qui sont indispensables à la bonne conservation du pollen ;
2) dans ces régions, à basse altitude, la plupart des zones humides correspondent à des milieux réducteurs dans lesquels se développent des bactéries anaérobies qui peuvent faire disparaître tout ou partie des parois polliniques incorporées dans le sédiment, anéantissant ou, dans le meilleur des cas, biaisant l'information.

Ces réserves expliquent que l'analyse pollinique ait pris son essor en Europe du nord et que les régions méditerranéennes aient été explorées plus tardivement. La brève synthèse proposée ici s'appuie sur un petit nombre seulement de séquences sédimentaires bien datées par le C14, issues des sites-clés de la région méditerranéenne occidentale, permettant de suivre par l'analyse pollinique l'évolution de la végétation depuis la sortie du glaciaire jusqu'à nos jours. De nombreuses séquences plus courtes ou discontinues servent de relais entre ces sites clés. Nous retiendrons (FIG. 1) :

DANS LA PÉNINSULE IBÉRIQUE

- Padul, dans la sierra Nevada (PONS & REILLE, 1988)
- Candieira, dans la sierra d'Estrela au nord du Portugal (VAN LEEUWEN, 1991, inédit ; VAN DER KNAAP & VAN LEEUWEN, 1995)
- Quintanar de la Sierra, province de Burgos (PENALBA, 1989).

EN FRANCE

- La Borde, dans les Pyrénées orientales (REILLE, 1990a),

FIG. 1.– Quelques sites clés des montagnes de la Méditerranée occidentale.
Some key-sites in western Mediterranean mountains.

1. Padul (PONS & REILLE, 1988)
2. Candieira (VAN LEEUWEN, 1991, inédit ; VAN DER KNAAP & VAN LEEUWEN, 1995)
3. Quintanar de la Sierra (PENALBA, 1989)
4. La Borde (REILLE, 1990a)
5. Pelléautier (BEAULIEU & REILLE, 1983)
6. Prato Spilla, (LOWE, 1992)
7. Lacs de Bastani et de Creno (REILLE, 1992, 1995)
8. Valle di Castiglione (ALESSIO *et al.*, 1986)
9. Lago di Martignano (KELLY & HUNTLEY, 1991)
10. Lago di Montichio à l'est de Naples (WATTS, 1985)
11. Dar Fatma en Kroumirie (BEN TIBA & REILLE, 1982)
12. La Châtaigneraie (SALAMANI, 1991, 1993)
13. Sources de la Tessaout (REILLE, 1976)
14. Daya Thigalsant (BERNARD & REILLE, 1987)
15. Tigalmanine (LAMB, *et al.*, 1989)
16. Daya Abartète et Marzine (REILLE, 1977).

Source : MNHN

- Pelléautier, dans les Alpes françaises du sud (BEAULIEU & REILLE, 1983),
- Lacs de Bastani et Creno, en Corse (REILLE, 1992, 1995).

EN ITALIE

- Prato Spilla, dans l'Apennin septentrional (LOWE, 1992),
- Valle di Castiglione (ALESSIO *et al.*, 1986) et Lago Martignano (KELLY & HUNTLEY, 1991) dans la région de Rome.

Ces sites de basses altitudes constituent un relais avec celui du :

- Lago di Montichio à l'est de Naples (WATTS, 1985).

EN AFRIQUE DU NORD

- Dar Fatma en Kroumirie (BEN TIBA & REILLE, 1982),
- la Châtaigneraie en Algérie (SALAMANI, 1991, 1994),
- les sources de la Tessaout (REILLE, 1976) et la Daya Thigalsant (BERNARD & REILLE, 1987) dans le Haut Atlas, Tigalmanine (LAMB *et al.*, 1989) dans le Moyen Atlas,
- Daya Abartète dans le Rif (REILLE, 1977).

LE DERNIER MAXIMUM GLACIAIRE (24 000 - 15 000 B.P. AGES ^{14}C NON CALIBRÉS)

Une des caractéristiques communes à toutes les montagnes du monde méditerranéen occidental est d'avoir été assurément asylvatiques au-dessus de 8 00 à 1 000 m au nord de la Méditerranée et d'à peu près 1 500 m au sud de celle-ci pendant le dernier maximum glaciaire dont l'acmé se situe autour de - 20 000 ans B. P. ; soit qu'elles aient été englacées ou trop froides au nord comme l'ont été aussi toutes les montagnes plus septentrionales d'Europe, soit qu'elles aient été trop sèches au sud. Cette période représente pour les montagnes méditerranéennes un état zéro. L'effet de la glaciation sur l'Europe a eu pour conséquence d'effacer les végétations de l'interglaciaire antérieur (connu sous le nom d'Eemien ou Riss-Würm) et de repousser vers le sud, au contact de la Méditerranée, les taxons oligothermes et mésophiles qui n'ont pu subsister et se reproduire maigrement sous forme d'îlots sans structure et sans équivalent actuel que dans des situations privilégiées auxquelles on donne le nom de refuges. La localisation et la nature de ces refuges sont fondamentales pour la mise en place ultérieure des écosystèmes et probablement l'évolution infraspécifique (DEMESURE, 1995). Même s'ils sont rarement clairement identifiés, ils ont donné lieu à des nombreuses discussions théoriques sur leur caractérisation et les modalités des rétractions et extensions d'aires à partir de ces lieux privilégiés (BIRKS & LINE, 1993 ; HUNTLEY, 1991 ; HUNTLEY & PRENTICE, 1993 ; BENNETT, TZEDAKIS & WILLIS, 1991 ; PRENTICE *et al.*, 1991 ; WEBB, 1987). Ces refuges étaient probablement de deux types :

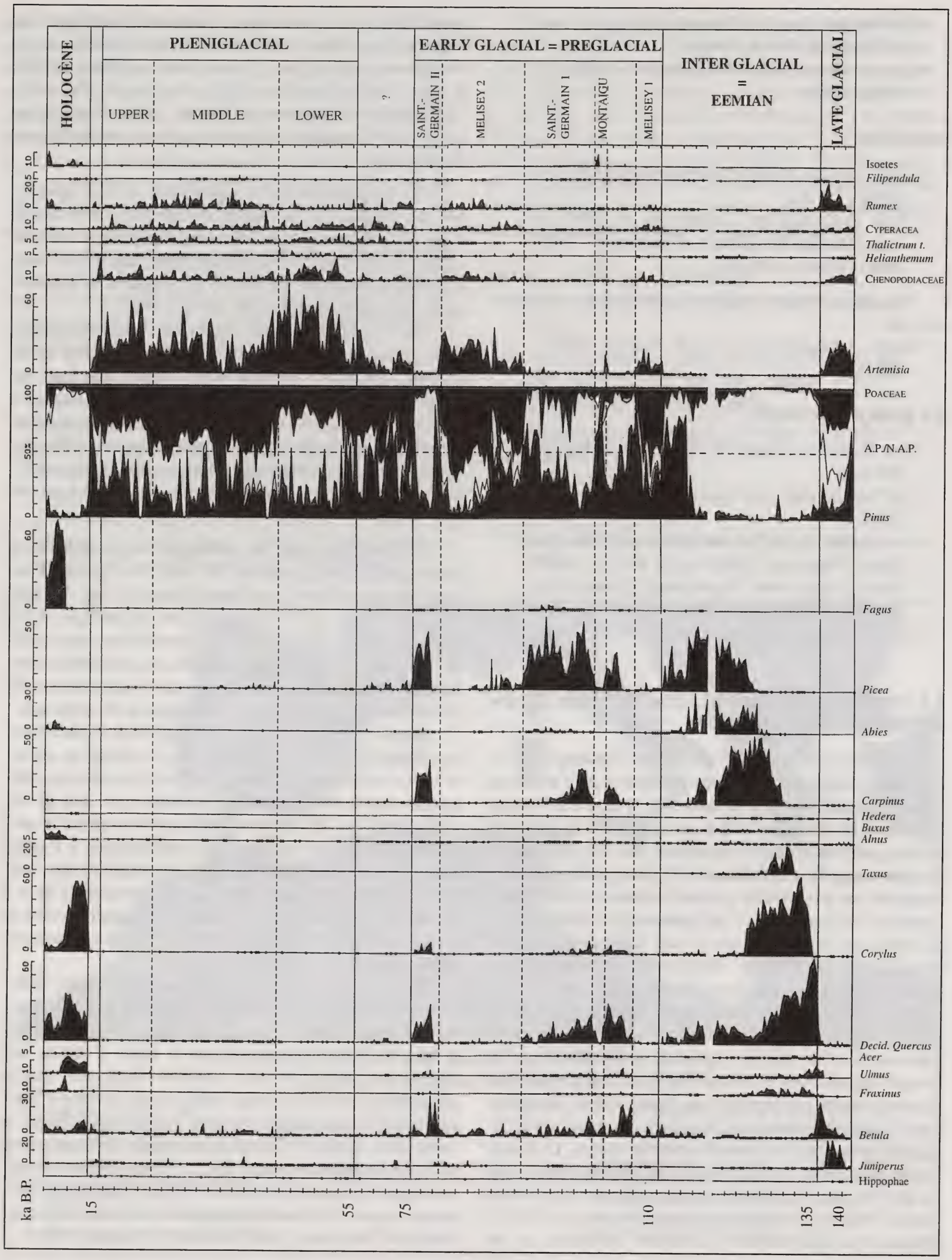
- Le long des thalwegs, aujourd'hui souvent submergés, des fleuves où les végétaux échappaient à la faveur d'une humidité édaphique à l'aridité des plaines environnantes. Cette situation raisonnablement admissible dans toute l'aire considérée n'a trouvé des éléments de démonstration qu'en Provence (TRIAT-LAVAL, 1978) ;
- Sur le versant sud des montagnes méditerranéennes à une altitude moyenne, peut-être autour de 400 m où l'aridité était nécessairement moins grande que dans les plaines environnantes et la température moins basse qu'à plus haute altitude ou plus haute latitude. Cette situation des refuges à moyenne altitude explique en particulier que la reforestation des montagnes n'ait pas été moins rapide que celle des plaines : la localisation des refuges en est seule la cause.

Pendant l'état zéro, les montagnes méditerranéennes apparaissent donc comme des îlots émergeant d'un ensemble de refuges. Leur reforestation n'a pu survenir qu'après la première amélioration climatique. Elle implique de la part des taxons forestiers une migration dont la vitesse de progression est liée aux aptitudes chorologiques des taxons, aux conditions de concurrence qu'ils rencontrent et aux conditions climatiques qu'ils subissent.

Quant à la proximité des refuges, elle est évidemment le principal facteur du succès précoce ou tardif de tel ou tel taxon (HUNTLEY & BIRKS, 1983). La localisation des refuges semble être entièrement aléatoire en ce sens qu'on n'en connaît pas le déterminisme, mais on sait par expérience qu'elle a été variable d'un interglaciaire à l'autre comme si chaque période glaciaire aboutissait chaque fois à une redistribution des cartes. C'est pourquoi la dynamique de la végétation est différente d'un interglaciaire à l'autre alors que l'évolution climatique y est probablement très semblable.

Ces considérations sont à l'origine des grandes différentiations biogéographiques. Lorsque l'on dit, par exemple, que l'Épicéa n'est pas indigène, ou naturel, dans le Massif Central français ou que sa patrie d'origine est située à l'est des Alpes, cela veut dire simplement que la glaciation du Würm n'a laissé subsister des refuges d'Épicéa qu'à l'est des Alpes, car nous savons que l'Épicéa a formé dans le Massif Central de puissantes forêts au cours de l'interglaciaire précédent (FIG. 2), ce qui indique clairement que la glaciation antérieure, le Riss, avait laissé subsister autour du Massif Central des refuges d'Épicéa. (REILLE & BEAULIEU, 1990 ; BEAULIEU & REILLE, 1992).

Source : MNHN


HOLOCÈNE
PLENIGLACIAL
UPPER
MIDDLE
LOWER
?
EARLY GLACIAL = PREGLACIAL
SAINT.-GERMAIN II
MELISEY 2
SAINT.-GERMAIN 1
MONTAIGU
MELISEY 1
INTER GLACIAL = EEMIAN
LATE GLACIAL
Isoetes
Filipendula
Rumex
CYPERACEA
Thalictrum t.
Helianthemum
CHENOPODIACEAE
Artemisia
POACEAE
A.P./N.A.P.
Pinus
Fagus
Picea
Abies
Carpinus
Hedera
Buxus
Alnus
Taxus
Corylus
Decid. Quercus
Acer
Ulmus
Fraxinus
Betula
Juniperus
Hippophae
ka B.P.
15
55
75
110
135
140

Source : MNHN

Les montagnes méditerranéennes n'ont donc pas connu une histoire forestière, mais une dizaine d'histoires, probablement toutes différentes, rythmées par l'alternance de cycles climatiques au cours du dernier million d'années. La seule qui nous intéresse ici est celle qui concerne l'interglaciaire présent ; c'est pourquoi, pour comprendre la biogéographie actuelle, il n'est pas nécessaire de remonter antérieurement à l'état zéro que nous avons situé autour de 20 000 ans B.P. De très nombreuses datations radiocarbones indiquent que la première amélioration climatique qui permet la sortie de l'état zéro a lieu vers 15 000 B.P. (ANDRIEU *et al.*, 1993). L'histoire de la végétation des montagnes méditerranéennes commence donc il y a quelque 150 siècles.

LE TARDIGLACIAIRE (15 000 - 10 000 B.P.)

La fin du glaciaire n'est pas intervenue brutalement mais par un ensemble de fluctuations que l'on appelle le Tardiglaciaire. Entre 13 000 et 11 000 B.P. le réchauffement a été très rapide jusqu'à atteindre des conditions voisines de celles de l'Actuel. Cet interstade a été le déclencheur de la première dynamique forestière. Hors de la région méditerranéenne cette dynamique met classiquement en jeu trois taxons pionniers dont les optimums se succèdent : *Juniperus* d'abord, puis *Betula* et enfin *Pinus* dont l'optimum est atteint vers 11 000 B.P. On retrouve une telle dynamique "européenne" dans les montagnes nord méditerranéennes, la Cordilière cantabrique, les Pyrénées orientales, les Alpes du sud (ex. PELLEAUTIER, FIG. 3).

L'histoire de ces montagnes nord-méditérranéennes est donc identique, dès le début de la reforestation, à celle des montagnes médio-européennes avec probablement un décalage temporel que les datations absolues ne permettent pas toujours d'évaluer. Les espèces en cause dans cette dynamique sont probablement *Juniperus communis, Betula pubescens* et plusieurs espèces de *Pinus* aujourd'hui subalpines, dont *Pinus uncinata* dans les Pyrénées et au moins *pro parte Pinus sylvestris* dans les Alpes du sud. La Corse fait exception à ce schéma, mais seulement pour des raisons floristiques : une seule espèce de *Betula* se développe en Corse, c'est *Betula verrucosa.* Il n'existe pas en Corse d'espèces subalpines de *Pinus, Pinus sylvestris* est absent, et *Pinus laricio,* la seule espèce montagnarde, ne s'élève pas de nos jours au-dessus de 1 800 m ; en conséquence pendant cette période de forte dynamique forestière sur le continent, les montagnes corses demeurent asylvatiques ; elles sont le domaine de landes de genistées et de xérophytes dont la première installation remonte à cette époque (entre 13 000 et 11 000 ans B.P.). La situation est en revanche très différente dans autres montagnes méditerranéennes.

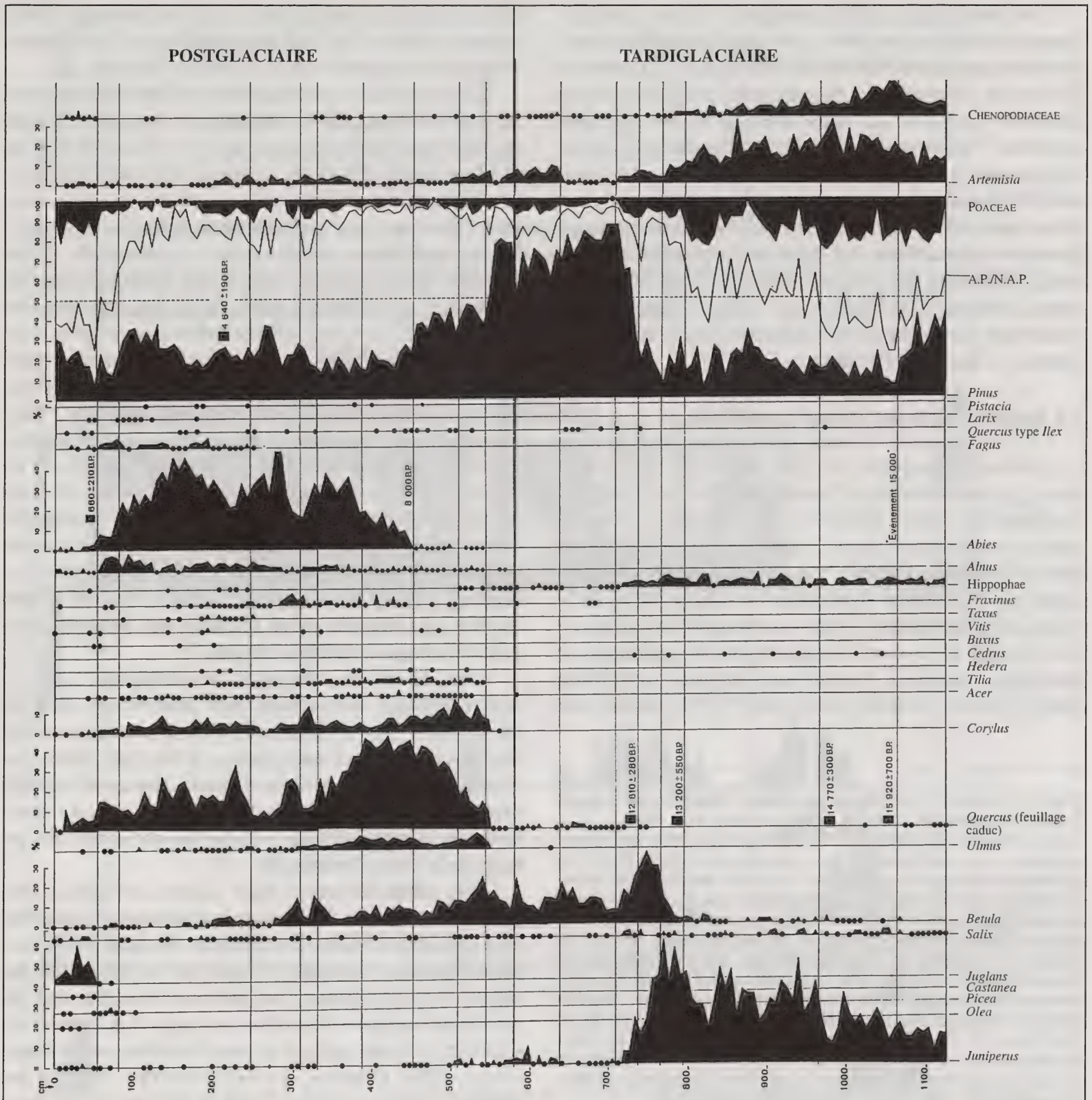
Dans le sud de l'Espagne en Andalousie, dans la région de Padul, actuellement semi aride froide, après un rôle pionnier joué transitoirement par *Pinus*, ce sont à la fois *Quercus ilex* et des *Quercus* à feuillage caduc qui s'installent et connaissent un optimum bien avant la fin de l'interstade. Le rôle précoce de ces taxons tient à l'abondance et la proximité des refuges de ces arbres sur les pente de la Sierra Nevada. (FIG. 4)

A la même latitude en Italie (région de Naples), mais à plus basse altitude, le début de la dynamique s'apparente à la dynamique médio-européenne ou nord méditerranéenne puisque *Juniperus* et *Betula* se succèdent dans les premiers rôles, mais au lieu de *Pinus* c'est *Quercus* qui intervient comme troisième acteur. Il n'intervient d'ailleurs pas seul, puisque se manifestent en même temps *Ulmus, Tilia, Fraxinus, Acer* qui sont des essences des chênaies, mais aussi *Fagus,* dont la présence en ces lieux vers 11 000 B.P. est l'une des plus précoces d'Europe. Tout cela tient évidemment à la proximité des refuges de ces espèces (FIG. 5). Signalons néanmoins que *Corylus,* dont la présence est attestée à cette époque par son pollen, ne prend nulle part à cette dynamique précoce. Ce n'est que bien plus tard qu'il s'introduira dans le domaine des chênaies caducifoliées. Ce comportement de *Corylus* n'est pas propre à cette région puisqu'il se retrouve identique un peu partout en Europe du sud [le meilleur exemple est celui du bassin de Lourdes (REILLE & ANDRIEU, 1995)], ni à cet interglaciaire puisque, dans l'interglaciaire précédent, l'optimum de *Corylus* suit aussi celui de *Quercus* (FIG. 2).

FIG. 2.– Le dernier cycle climatique dans le Massif Central français à 1 200 m (d'après BEAULIEU & REILLE, *in* PONS *et al.*, 1992).
Dans ce diagramme pollinique, comme dans tous ceux des figures suivantes, sont représentées en ordonnées les profondeurs des séquences sédimentaires analysées (c'est à dire une image du déroulement du temps ou des indications chronologiques directes issues de datations) et en abscisses les fréquences relatives du pollen de chaque taxon calculées par rapport au total du pollen de tous les végétaux vasculaires. Les lignes polliniques des principaux acteurs de la dynamique végétale sont ordonnées de façon à rendre apparente cette dynamique. Noter le rôle majeur de *Picea* et *Carpinus* pendant l'interglaciaire éémien et les deux interstades boisés qui lui font suite (St. Germain 1 et St. Germain 2), signe que les deux périodes froides et déboisées qui suivent l'Eémien et le St. Germain 1 ont laissé persister des refuges de ces arbres à proximité du site ; leur effacement final a lieu au cours du Pléniwürm final.

The last climatic cycle in the French Massif Central (from BEAULIEU & REILLE, in PONS et al., *1992).*
In this pollen diagram, as in the following figures, the ordinates represent the depth of the analysed sediment samples (i.e. the course of time or chronological indications derived from datings) and the abscissas represent the relative pollen frequences of each taxon calculated in relation to the pollen sum of all the vascular plants.
The pollen curves of the main taxa involved in vegetation dynamics are ordered to make clear those dymamics. Note the major role played by Picea *and* Carpinus *during the Eemian interglacial and the two subsequent forested interglacials (St. Germain 1 and St. Germain 2) ; this testifies to the persistence of refuges of these trees in close vicinity of the site during the two cold and treeless periods that followed the Eemian and St Germain 1. The total disappearance of* Picea *and* carpinus *occured in the latter part of the würmian pleniglacial.*

Source : MNHN

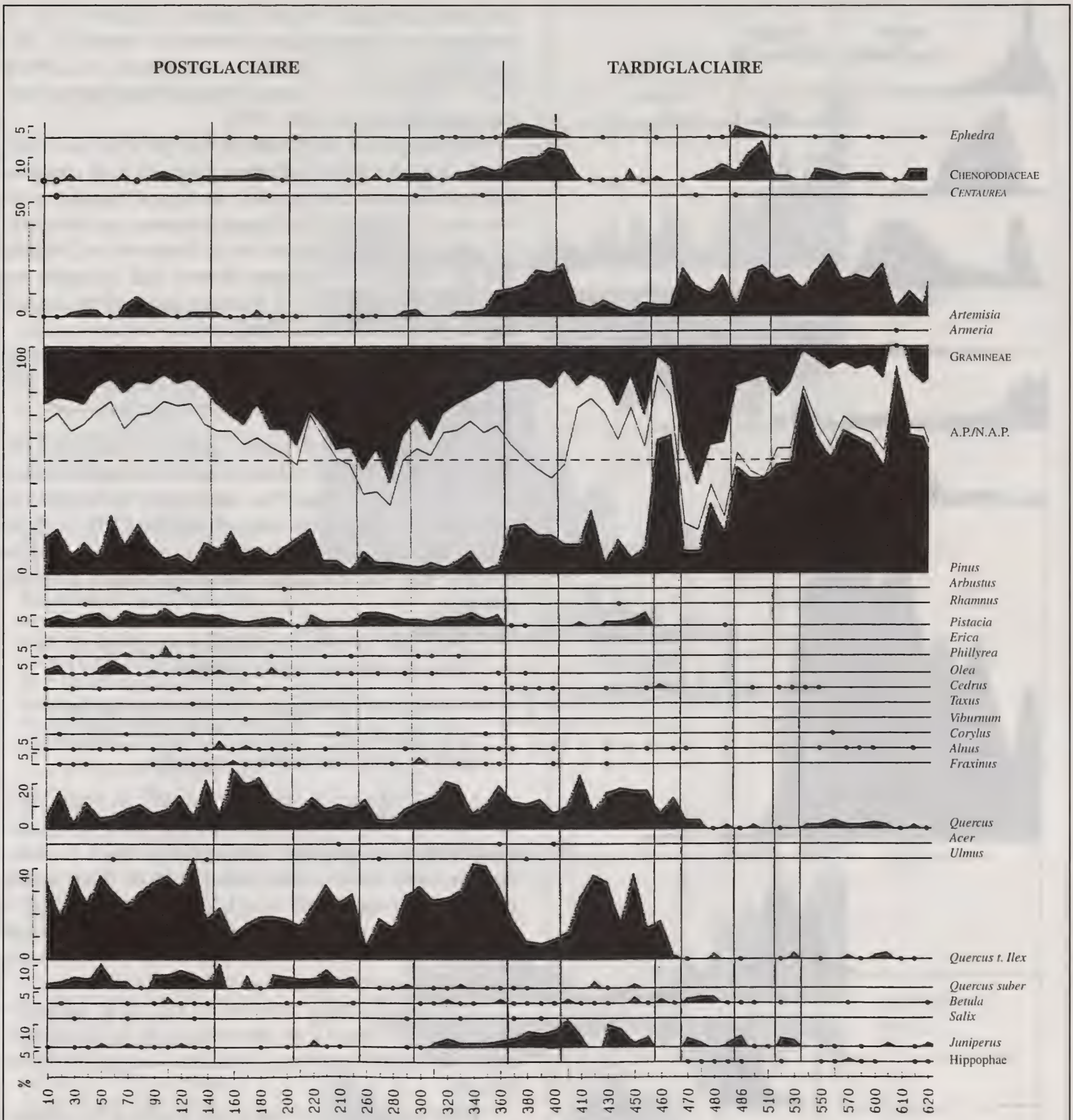


Pelléautier – Hautes-Alpes – Altitude 975 m

FIG. 3.– Diagramme pollinique simplifié du site de Pelléautier (d'après BEAULIEU & REILLE, 1983)
La dynamique pionnière *Juniperus-Betula-Pinus* s'accomplit pendant toute la durée du Tardiglaciaire.

Simplified pollen diagram of the Pelléautier site (from BEAULIEU & REILLE, 1983).
The Juniperus-Betula-Pinus *pionnier succession took place throughout the Late-Glacial.*

Source : MNHN



Padul – Altitude 785 m

FIG. 4.– Diagramme pollinique simplifié du site de Padul (d'après REILLE, 1990). Les âges sont indiqués en abscisse. Le sommet de la séquence finit vers 4 500 B.P. et l'Actuel n'est donc pas décrit.

Simplified pollen diagram of the Padul site (from REILLE, 1990). Dates are indicated in abscissa. The top of the sequence is dated 4500 B.P. ; the vegetation history between 4 500 B.P. and the present is therefore unknown.

Source : MNHN

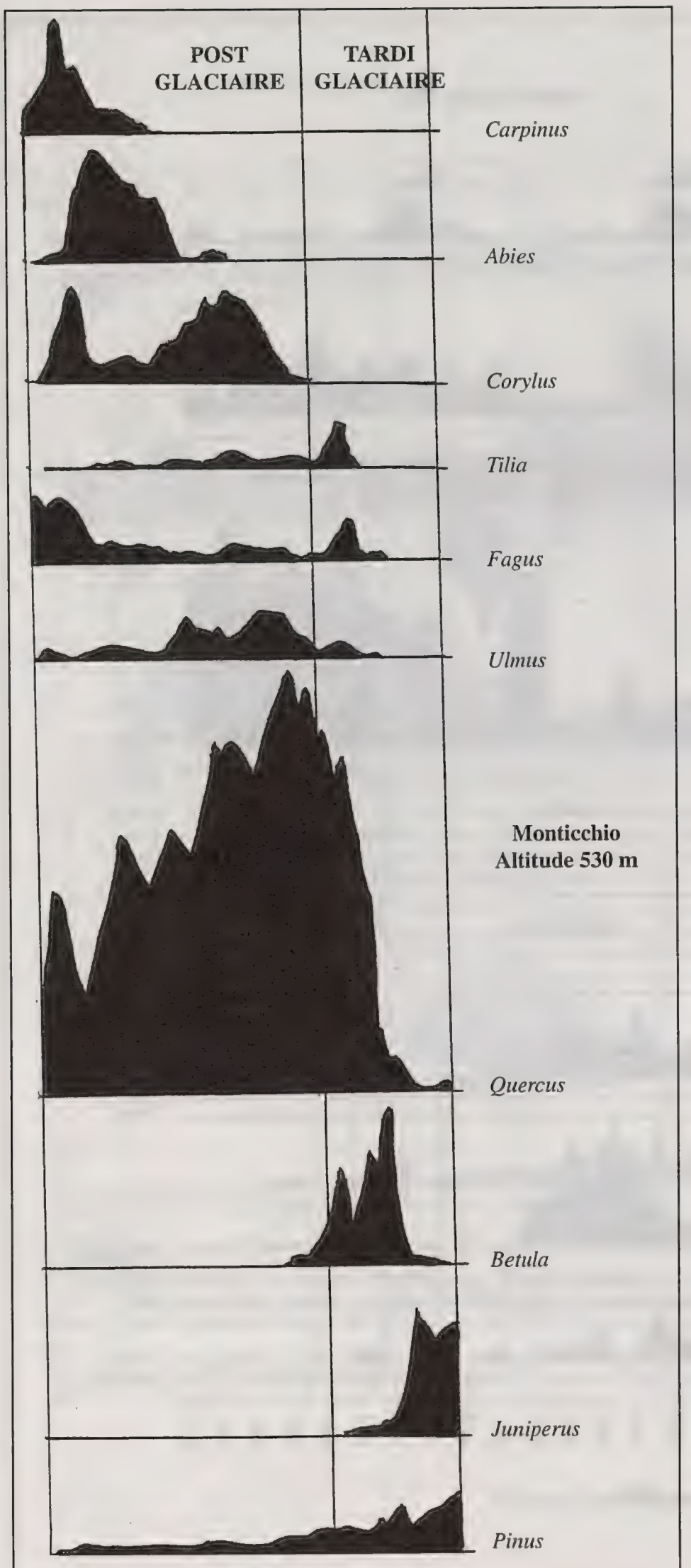


FIG. 5.– Diagramme pollinique simplifié du site de Monticchio (d'après WATTS, 1985). L'interprétation biostratigraphique et chronologique est celle de REILLE & BEAULIEU. Noter l'expansion spectaculaire de *Carpinus* et *Fagus* après la rétraction d'*Abies*.

Simplified pollen diagram of the Monticchio lake (from WATTS, 1985). Biostratigraphical and chronological interpretation by REILLE & BEAULIEU. Note the impressive expansion of Carpinus *and* Fagus *after* Abies *retraction.*

Ces faits historiques forcent à dénier à *Corylus* le rôle de précurseur des chênaies que lui prêtent de nombreux phytogéographes. Dans l'Apennin septentrional, à 1 350 m c'est le rôle précoce d *Abies,* associé à *Pinus,* qui est surtout caractéristique (LOWE, 1992).

En Afrique du nord, cette époque clé n'est pas représentée dans des séries continues, mais on peut raisonnablement admettre à la vue des données d'époques antérieures (19 000 B.P.) et immédiatement postérieures (10 000 B.P.) issues du nord de la Tunisie et de l'Algérie que ces moyennes montagnes étaient déjà occupées par des chênaies de *Quercus* à feuillage caduc (BEN TIBA & REILLE, 1982 ; SALAMANI, 1993).

Nous pouvons résumer ainsi les données issues de cette période d'amélioration climatique centrée sur 12 000 B.P. et initiatrice de la première dynamique forestière :

• Une dynamique pionnière conduit rapidement à des chênaies caducifoliées mêlées d'arbres mésophiles dans toutes les régions aujourd'hui subhumides ou humides de la plupart des montagnes méditerranéennes. Au nord, en revanche, dans les montagnes en continuité avec le domaine non méditerranéen, ce sont des pinèdes qui s'installent.

• Pour des raisons floristiques uniquement, la Corse connaît une histoire particulière.

• L'existence de chênaies sclérophylles est seulement attestée dans le sud de l'Espagne, dans une région à climat aujourd'hui semi-aride.

Entre 11 000 et 10 000 B.P., survient un brutal coup de froid reconnu partout en Europe et qui est la dernière manifestation du glaciaire. Cette période froide et sèche, mais de courte durée, connue sous le nom de Dryas récent, provoque un coup d'arrêt dans la dynamique forestière et même une inversion spectaculaire des tendances ; partout s'observe une rétraction des forêts et une extension des taxons steppiques, *Artemisia* en particulier.

Dans les Pyrénées orientales (REILLE & ANDRIEU, 1993), elle a conduit à un abaissement de la limite supérieure de la forêt de *Pinus uncinata* d'au moins 300 m (FIG. 6).

Dans les régions subhumides ou humides, les chênaies et les sapinières de l'Apennin du nord restent malgré tout bien implantées (LOWE, 1992).

C'est en Andalousie, où des seuils biologiques avaient été déjà franchis (seuil hydrique, plus que seuil thermique), que les effets de cette péjoration sont les plus spectaculaires. *Quercus ilex* régresse profondément, au bénéfice de formation steppiques dominées par *Artemisia* et les Chénopodiacées.

Cette époque est connue dans les montagnes nord africaines dans un seul site de Grande Kabylie (SALAMANI, 1993), qui montre un développement spectaculaire de

Source : MNHN

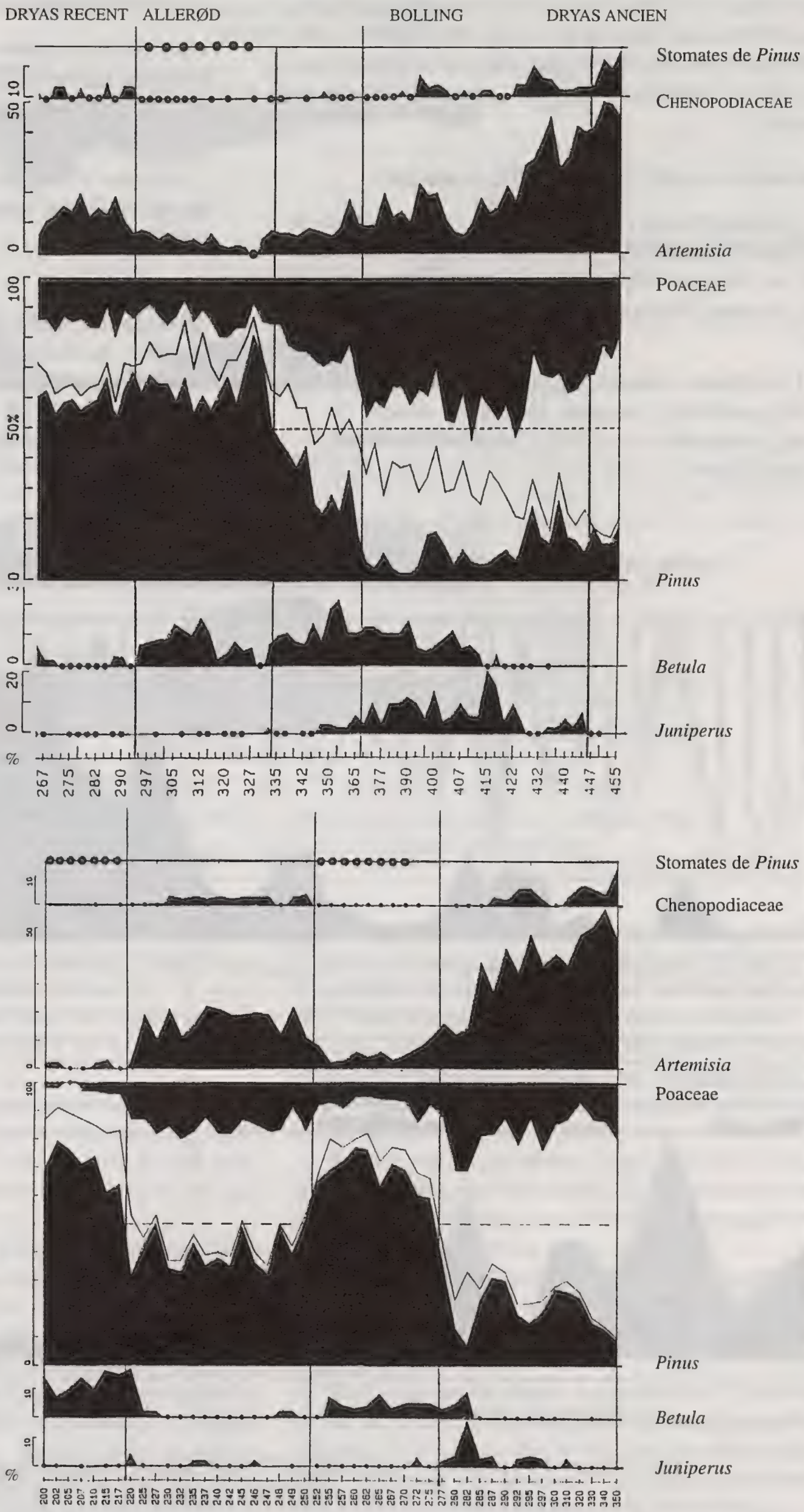


FIG. 6.– Diagrammes polliniques simplifiés et notations de stomates de *Pinus* dans deux sites de la partie orientale des Pyrénnées (d'après REILLE & ANDRIEU, 1993). A La Restanque, pendant l'optimum tardiglaciaire, de hautes fréquences polliniques de *Pinus* et la présence de stomates attestent l'existence locale de la pinède qui s'est élevée au moins jusqu'à l'altitude du site, 1 620 m. A Freychinède, pendant le Dryas récent, l'interruption des occurrences de stomates de *Pinus* indique que le site (1 350 m) est au dessus de la limite supérieure de la pinède, mais la baisse des taux de *Pinus* est faible, signe que la forêt est proche.

Simplified pollen diagrams and occurrences of Pinus stomata at two sites in eastern Pyrénées (from REILLE & ANDRIEU, 1993). At La Restanque, during the Late-Glacial optimum, the high pollen percentages of Pinus *and the presence of stomata in the pollen preparations are a testimony to the local existence of a pine forest at least up to the site altitude, i.e. 1 620 m. At Freychinède, the absence of* Pinus *stomata during the Younger Dryas indicates that this site (1 350 m) was located above the upper limit of the pine forest ; however the slight decrease in* Pinus *values suggests that the forest was not very far away.*

Source : MNHN

Cedrus (FIG. 7). Malheureusement la séquence semble débuter pendant le Dryas récent, de sorte qu'il est impossible d'affirmer que pendant la période interstadiaire antérieure la chênaie caducifoliée dominait ; nous l'avons supposé à la vue de séquences plus anciennes issues de Kroumirie.

LE POSTGLACIAIRE (À PARTIR DE 10 000 B.P.)

Le réchauffement définitif avec lequel débute le Postglaciaire, commence peu avant 10 000 B.P. ; il occasionne un nouveau départ de la dynamique forestière à partir des bases établies au cours de l'interstade tardiglaciaire :

- Les chênaies caducifoliées jouent dès le début le plus grand rôle à moyenne altitude en Afrique du nord subhumide et en Italie d'où *Pinus* était quasiment absent ;
- Les sapinières imposent leur suprématie dans l'Apennin du nord ;
- Les pinèdes règnent dans les Alpes du sud, les Pyrénées orientales et le nord de l'Espagne où elles avaient joué le plus grand rôle au cours des périodes antérieures ;
- En Corse, *Pinus laricio* connaît une expansion spectaculaire qui l'amène à sa limite supérieure actuelle.

Une fois de plus, c'est dans les régions semi arides que *Quercus ilex* impose sa suprématie dès le début du Postglaciaire, en Andalousie d'une part (FIG. 4), dans le Haut Atlas d'autre part, où un site dans la région de Marrackech, vers 2 000 m (FIG. 8), atteste l'existence régionale non seulement de *Quercus ilex* mais aussi de *Quercus canariensis,* alors que dans cette haute montagne

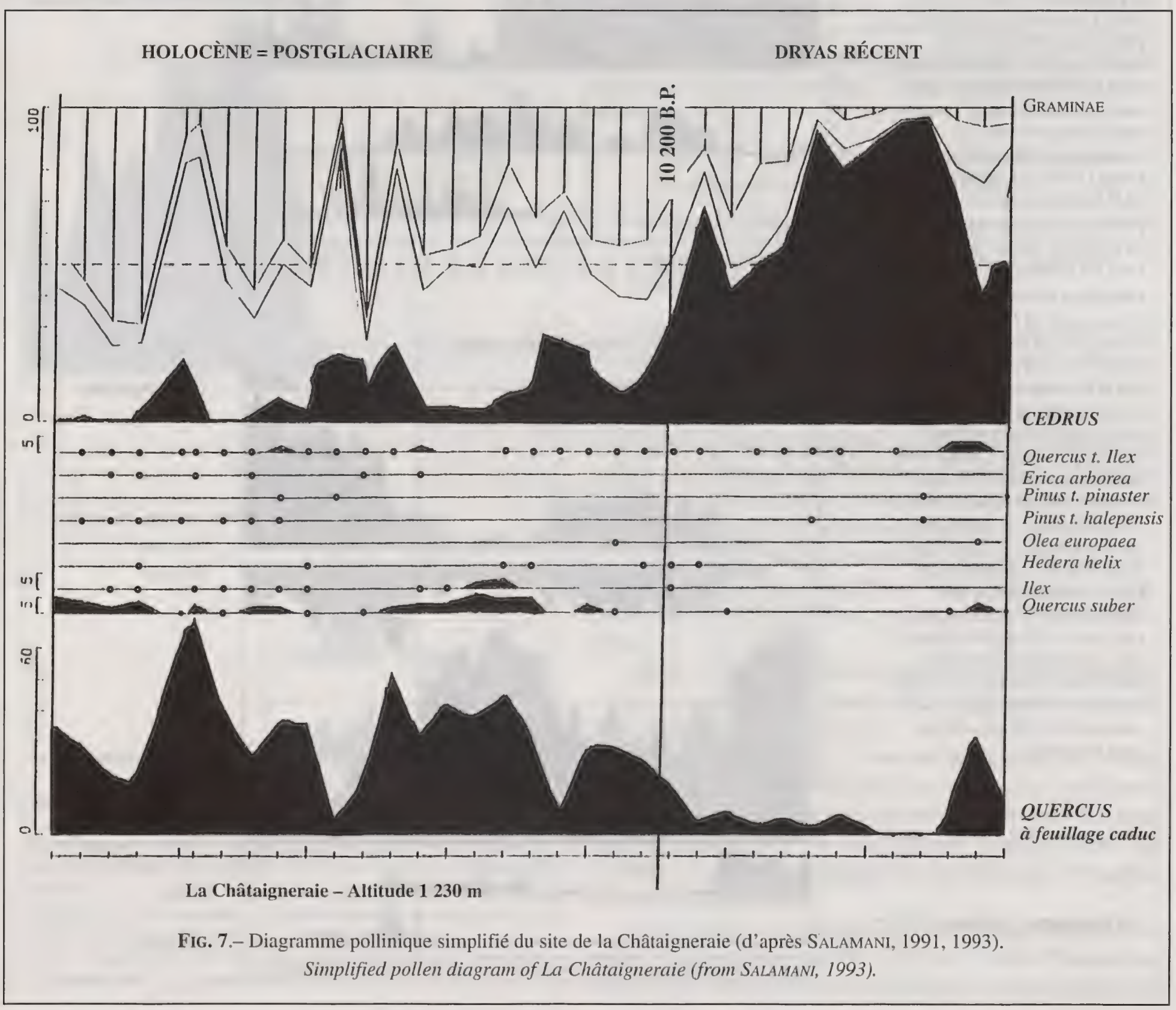


FIG. 7.– Diagramme pollinique simplifié du site de la Châtaigneraie (d'après SALAMANI, 1991, 1993).
Simplified pollen diagram of La Châtaigneraie (from SALAMANI, 1993).

Source : MNHN

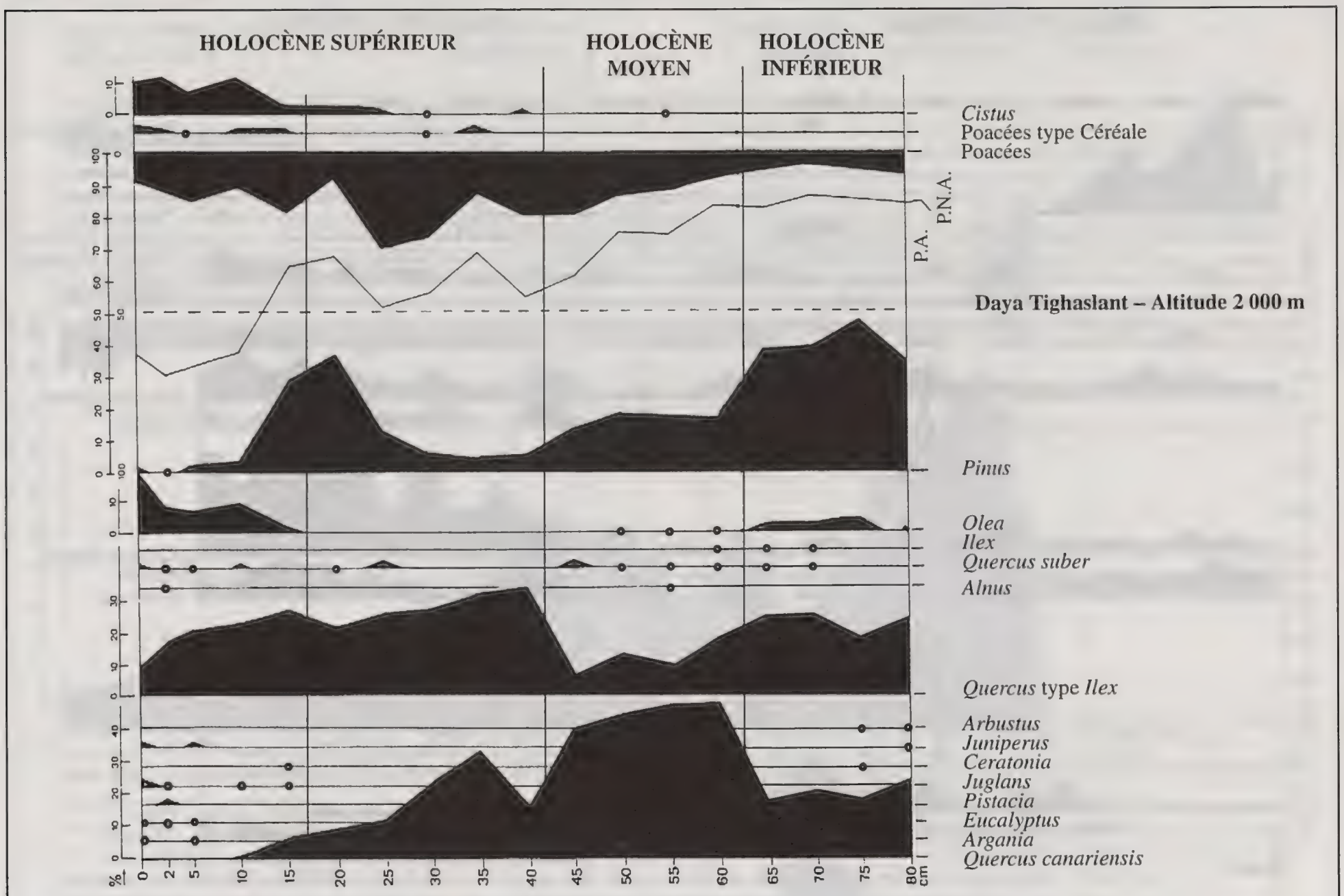


FIG. 8.– Diagramme pollinique simplifié de la Daya Tighaslant (d'après BERNARD & REILLE, 1987).
Simplified pollen diagram of daya Tighaslant (from BERNARD & REILLE, 1987).

méditerranéenne, les altitudes au-dessus de 2 500 m sont encore asylvatiques et sont le domaine de steppes à *Artemisia,* Chénopodiacées et *Ephedra* (FIG. 9).

Un nouvel acteur intervient dans une région dont le passé nous était jusqu'alors inconnu, c'est *Cedrus* dans le Rif marocain (REILLE, 1977).

Cet état de la végétation montagnarde directement héritée de la période antérieure, va persister pendant environ le premier millénaire du Postglaciaire, jusque vers 9 000 B.P. Il correspond à un climat probablement plus sec que l'actuel.

L'amélioration climatique qui aboutira à l'optimum atteint vers 7 000 B.P., la pédogenèse qui s'est accomplie, permettant une maturation des sols, conduisent aux végétations les plus mésophiles de tout l'interglaciaire. Parmi ces végétations, la place des chênaies caducifoliées diversifiées, mettant en jeu diverses espèces de *Quercus,* est considérable.

Dans tout le nord de la Méditerranée, les chênaies s'élèvent au-dessus de 1 600 m, repoussant les pinèdes à plus haute altitude et partageant le terrain avec les sapinières, non seulement dans l'Apennin du nord, comme on pouvait s'y attendre, mais aussi dans les Alpes du sud et les Pyrénées orientales, proches elles aussi des refuges d'*Abies* dont l'extension est datée d'environ 8 000 B.P. (BEAULIEU, 1977 ; BEAULIEU & REILLE, 1983 ; REILLE, 1991).

Dans toute l'Italie centrale et méridionale, d'où *Abies* est encore absent, les chênaies sont pratiquement le seul type de végétation, car *Fagus* ne joue à ce moment qu'un rôle très discret (WATTS, 1985).

En Kroumirie probablement et en Kabylie certainement, ces forêts sont dominantes, *Quercus suber* ne jouant qu'une partie modeste ; dans le Rif, elles partagent le terrain avec *Cedrus* (REILLE, 1977).

Dans le Haut Atlas elles s'élèvent manifestement au-dessus de 2 000 m, occupant une partie de la place exclusivement dévolue à *Quercus ilex* pendant la période précédente (FIG. 8).

En Espagne méridionale, le site de Padul, à une altitude de 900 m, se trouve entouré de chênaies de *Quercus ilex ;* la présence de *Pistacia* atteste le caractère thermophile de cette végétation. Les chênaies caducifoliées sont situées à plus haute altitude sur les flancs de la Sierra Nevada.

Source : MNHN

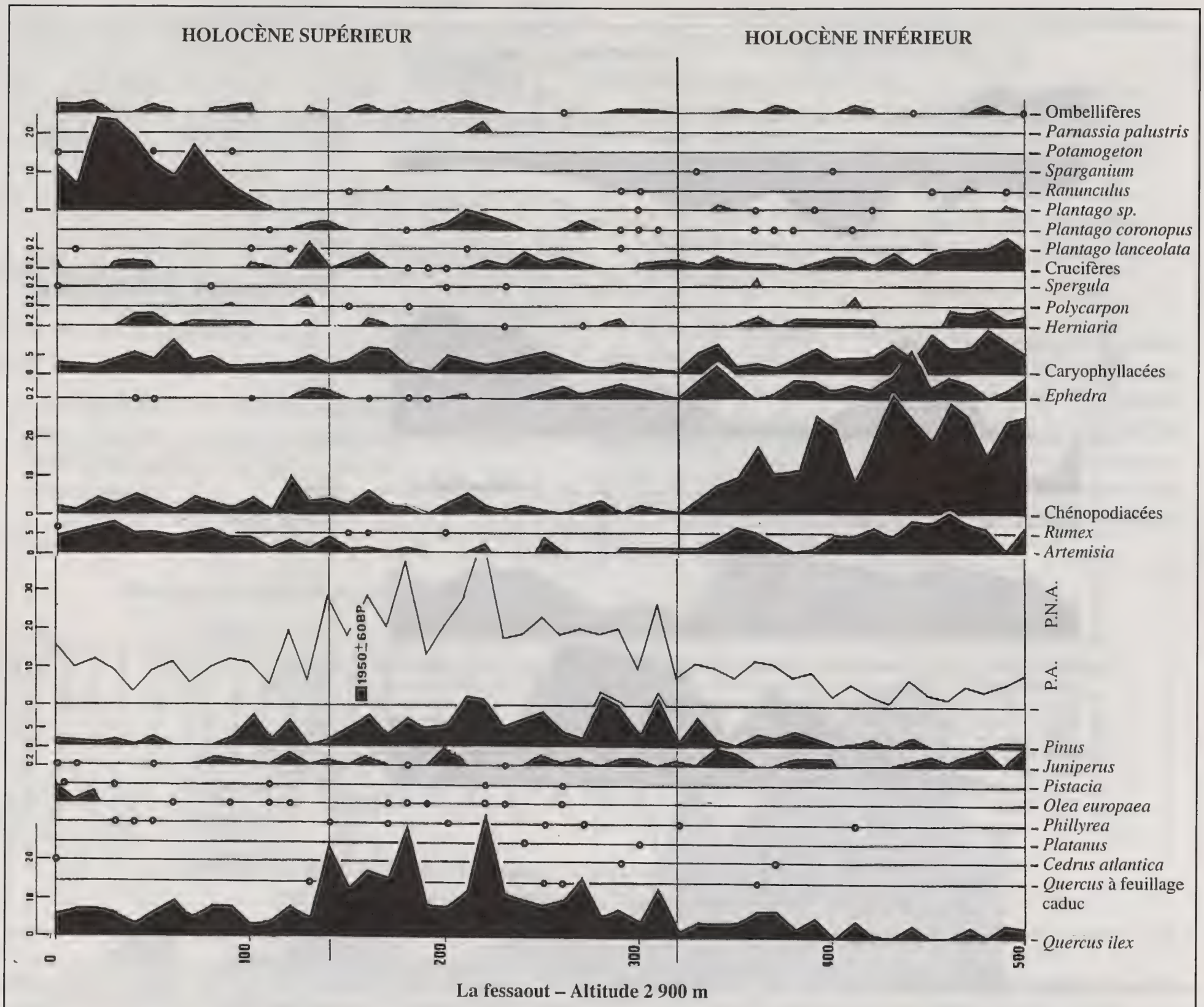


FIG. 9.– Diagramme pollinique simplifié des sources de la Tessaout (d'après REILLE, 1976)
Simplified pollen diagram of the Sources de la Tessaout site (from REILLE, 1976).

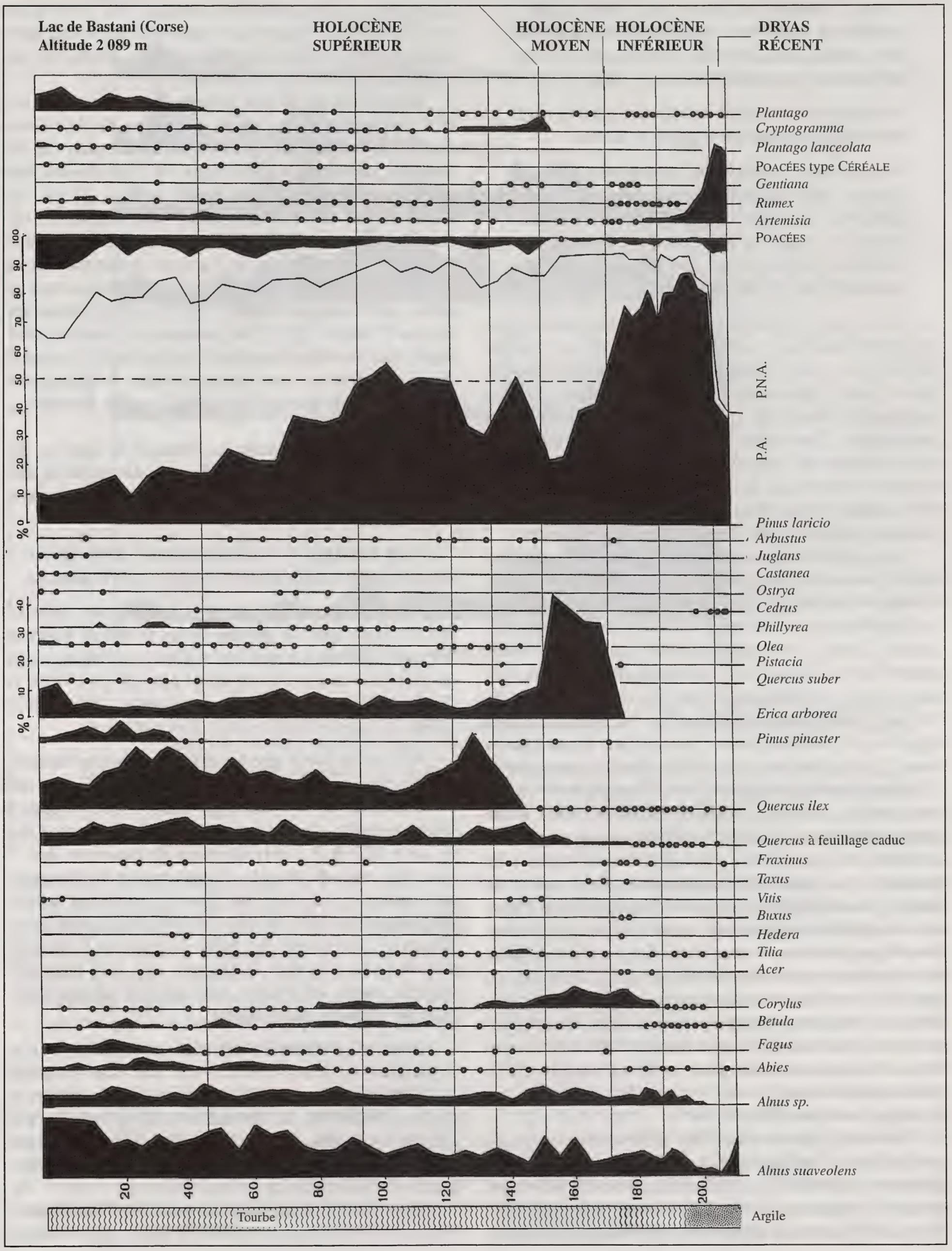
La Corse montre une fois de plus une histoire exceptionnelle. Certes les chênaies caducifoliées y connaissent un grand déploiement, mais sur le versant oriental seulement, descendant même jusqu'au bord de la mer, alors que le versant occidental est exclusivement occupé, du bord de mer jusqu'à au moins 1 500 m, par une forêt climacique d'*Erica arborea.* Au-dessus de cette altitude, c'est *Pinus laricio* qui règne avec çà et là *Fagus* et *Abies* (FIG. 10).

On peut résumer en quelques points essentiels l'état de la végétation climacique centrée sur 7 000 B.P., donc antérieure à toute forte activité humaine, surtout en montagne (dans la mesure où il s'agit de la végétation de l'optimum climatique, établie après une longue évolution de l'Holocène ancien, c'est sans doute le seul moment de l'actuel interglaciaire où le terme de "climax" puisse être employé) :

FIG. 10.– Diagramme pollinique simplifié du lac de Bastani (d'après REILLE, 1992). L'optimum d'*Erica arborea* qui a lieu pendant l'atlantique précède celui de *Quercus ilex*. La forêt *d'Erica arborea* n'a évidemment pas atteint l'altitude de ce site demeuré asylvatique. Des sites d'altitude variée ont montré que la forêt d'*Erica* (et *Arbutus unedo*, sa compagne la plus habituelle, dont le pollen, peu dispersé, n'atteint pas le lac de Bastani) était à l'Atlantique le seul type de végétation du côté occidental de l'île, de 0 à 1 500 m.

Simplified pollen diagram of Lake Bastani (from REILLE, 1992). The Erica arborea *optimum during the Atlantic preceeds that of* Quercus ilex. *Of course the* Erica *forest did not extend up to the altitude of this unforested site. A study of sites at various altitudes showed that during the Atlantic the* Erica *forest (generally mixed with* Arbutus *unedo, whose poorly dispersed pollen did not reach Lake Bastani) was the only vegetation type on the western side of the island, from 0 to 1 500 m.*

Source : MNHN


Lac de Bastani (Corse)
Altitude 2 089 m
HOLOCÈNE SUPÉRIEUR
HOLOCÈNE MOYEN
HOLOCÈNE INFÉRIEUR
DRYAS RÉCENT
Plantago
Cryptogramma
Plantago lanceolata
POACÉES type CÉRÉALE
Gentiana
Rumex
Artemisia
POACÉES
% 0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100
P.N.A.
P.A.
Pinus laricio
Arbustus
Juglans
Castanea
Ostrya
Cedrus
Phillyrea
Olea
Pistacia
Quercus suber
% 0 10 20 30 40
Erica arborea
Pinus pinaster
Quercus ilex
Quercus à feuillage caduc
Fraxinus
Taxus
Vitis
Buxus
Hedera
Tilia
Acer
Corylus
Betula
Fagus
Abies
Alnus sp.
Alnus suaveolens
20 40 60 80 100 120 140 160 180 200
Tourbe
Argile

Source : MNHN

• Dans l'ensemble du bassin de la Méditerranée occidentale les chênaies caducifoliées occupent la plus grande place, qu'elles ne partagent qu'avec les Sapinières au nord et les cédraies dans le Rif ;

• Les pinèdes ne jouent un rôle que dans le nord de l'Espagne, le sud des Alpes et en Corse ;

• Les chênaies sclérophylles, notamment celles de *Quercus ilex,* sont limitées aux régions à climat semi-aride et en dehors de ces régions les témoignages de structures de végétations typiquement méditerranéennes sont rares et localisés à des conditions particulières.

La seconde moitié du Postglaciaire est marquée par une diversification, un compartimentage tels qu'il serait vain de vouloir en synthétiser même les grandes lignes en peu de place. Cette diversification est, à coup sûr, une conséquence directe de l'action humaine sur les milieux montagnards. Cette action humaine est si ancienne et surtout si profonde que, sans connaissance assez sûre du passé, la simple observation de l'état actuel ne permettrait pas d'en comprendre les effets. Ce point de vue sera illustré par quelques généralités bien connues des paléoécologistes.

Les sapinières régressent aussi bien dans les régions où elles ont joué un rôle précoce et dominant, comme dans le nord du bassin, que dans celles où elles n'ont pénétré que tardivement, à l'issue d'un mouvement migratoire (sud de l'Italie). Cette régression des sapinières est entièrement due à l'homme et l'expansion de *Fagus* apparaît comme une des conséquences de cette régression (FIG. 5). Le sapin, dans un passé récent, a été beaucoup plus répandu qu'il ne l'est de nos jours ; à une époque historique il a été éradiqué de certains massifs montagneux (c'est le cas par exemple en Corse à l'époque de l'occupation génoise, ou en Italie, dans le Massif de Sirino, à une époque encore plus récente). Une autre conséquence de la réduction des sapinières est l'expansion anthropique de *Fagus.* Il n'y a pas d'autre explication au diachronisme de parfois plus de 2 000 ans qui affecte l'expansion de *Fagus* dans les massifs montagneux voisins également proches de refuges glaciaires de cette essence. Le cas des hêtraies des Pyrénées orientales est exemplaire : Pyrénées et Massif Central doivent leur peuplement en *Fagus* à des refuges communs situés entre ces deux montagnes proches. L'expansion de *Fagus* date de 5 000 B.P. dans le Massif Central alors que dans les Pyrénées, elle est de 2 000 ans postérieure et suit toujours des signes évidents d'actions humaines (REILLE, 1991).

Dans le diagramme du Lago di Monticchio, *Fagus,* présent dès le Tardiglaciaire, connaît une courte embellie pendant l'interstade tardiglaciaire alors qu'*Abies* est absent. La stagnation de ses taux pendant presque toute la durée du Postglaciaire indique un rôle presque nul pendant l'époque de la domination des chênaies. Puis *Abies* arrive dans la région, supplante les chênaies et ce n'est qu'après la disparition d'origine anthropique des sapinières que *Fagus* connaît un succès récent (FIG. 5).

La conséquence la plus générale de l'action humaine a été l'amoindrissement, voire la disparition, de chênaies de *Quercus* a feuillage caduc et leur remplacement par des chênaies sclérophylles. Ces faits sont maintenant bien connus et solidement étayés depuis presque 20 ans. Les diachronismes de cette substitution sont toujours en rapport avec les vicissitudes de l'action humaine. Dans ce domaine, les conclusions de l'analyse pollinique ont été largement corroborées par celles de l'anthracologie en milieu archéologique (VERNET, 1973) et de la pédoanthracologie (THINON, 1992). Au contraire de l'analyse pollinique, cette dernière discipline n'a qu'un faible pouvoir de résolution temporel mais explore un type de dépôt (sols) beaucoup plus largement réparti que les zones humides.

• Dans le Rif marocain, les chênaies de *Quercus ilex* et *Quercus suber* se sont étendues au détriment de chênaies à *Quercus canariensis* et *Quercus toza* depuis l'arrivée des Arabes (FIG. 11).

• En Kroumirie, la disparition d'une chênaie à *Quercus canariensis* a permis l'extension de la suberaie.

• En Dalmatie, le défrichement de la chênaie caducifoliée qui exalte dans un premier temps le rôle de *Carpinus orientalis,* prélude à l'installation d'une végétation de plus en plus pauvre en feuillus et de plus en plus riche en *Pistacia, Phillyrea* et *Juniperus* (BRANDE, 1973 ; BEUG, 1977).

• C'est en ***Corse*** que les effets de l'action humaine sont les plus spectaculaires et les plus profonds : du côté occidental, où la forêt naturelle d'*Erica arborea* était la seule végétation, son ouverture anthropique permet à partir de 4 500 B.P. l'introduction de *Quercus ilex.* A plus haute altitude, dans la région centrale, le démantèlement complet d'un étage de *Quercus* à feuillage caduc à une époque historique récente (14^{e} siècle) a eu pour conséquence un abaissement des forêts de laricio et la constitution de forêts alticoles de *Quercus ilex* sous lesquelles végètent encore les espèces herbacées du cortège floristique des chênaies caducifoliées.

D'autres groupements arboréens importants dans les montagnes méditerranéennes ont subi une rétraction anthropogène plus ou moins importante : les forêts de *Cedrus* dans le Rif, les formations à *Juniperus thurifera* dans le haut Atlas, les forêts de *Pinus* dans le moyen Atlas, où la Cédraie apparaît comme la forêt la plus stable depuis 4 000 ans (REILLE, 1976, 1977).

Mais généralement une extension des formations à *Pinus* est un processus inverse ; il peut s'agir d'un rôle

Source : MNHN

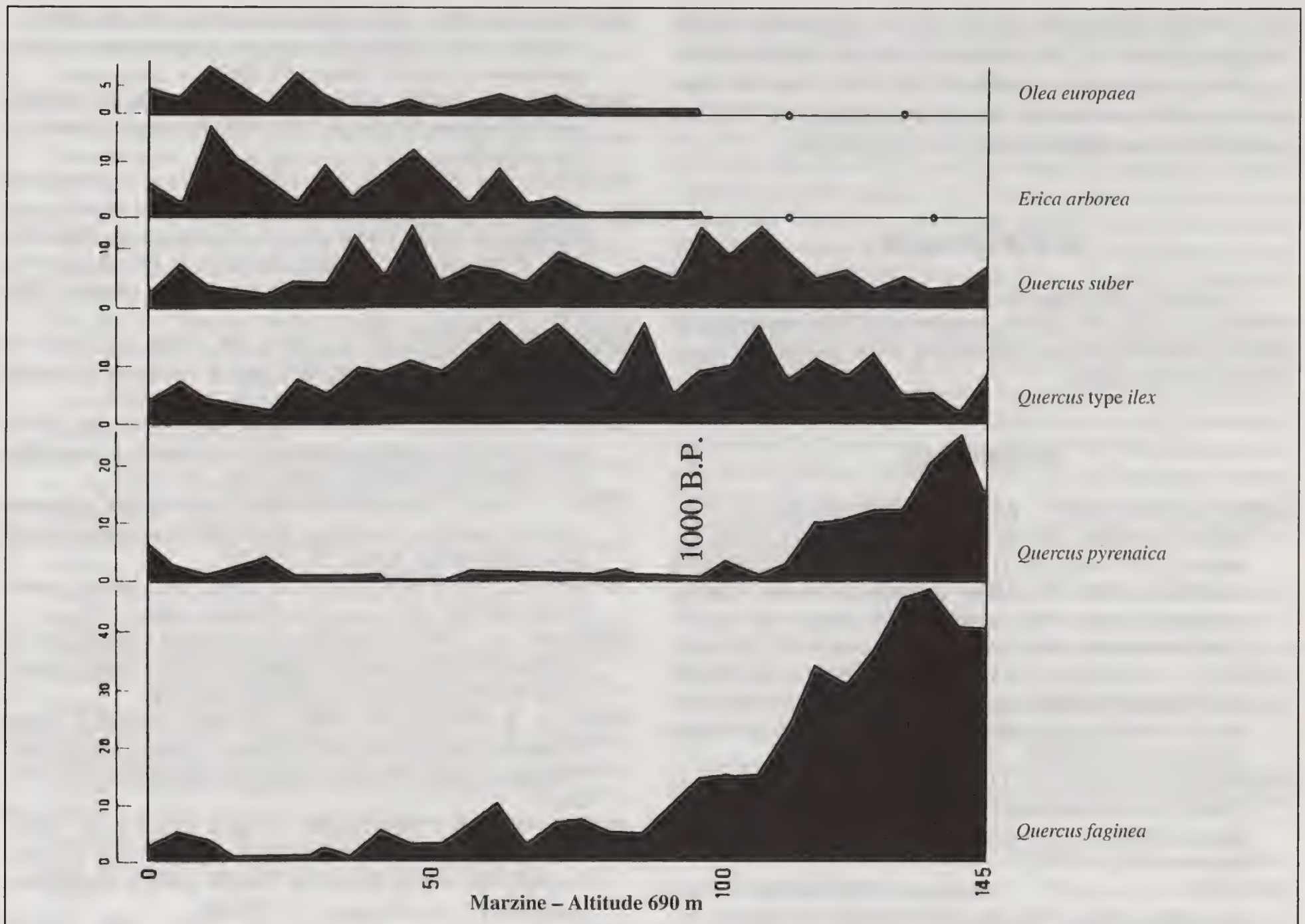


FIG. 11.– Diagramme pollinique simplifié du site de Marzine (d'après REILLE, 1977). La date de 1000 B.P. (11e siècle) indique la mise en culture de l'olivier. Elle a lieu pendant l'optimum des chênaies sclérophylles qui ont remplacé des chênaies caducifoliées. Ces faits sont à mettre en relation avec la colonisation arabe survenue au cours du 8e sciècle.

Simplified pollen diagram of the Marzine site (from REILLE, 1977). The date of 1000 B.P. (11th century) corresponds to the first cultivation of Olea. This coincided with the major expansion of the sclerophyllous Quercus forest which replaced deciduous Quercus. *These events should be related to the Arabian colinization in the 8th century.*

conjoncturel de différentes espèces de *Pinus,* comme cela l'a été démontré pour *Pinus halepensis* dans le Haut Atlas ou en Dalmatie, ou de l'établissement de groupements plus stables comme celui de *Pinus pinaster* en Corse. Dans les Pyrénées orientales, s'observe l'abaissement de la limite inférieure des forêts de *Pinus uncinata.* Cette forêt envahit le domaine qui était naturellement celui de la sapinière. Dans ces conditions, il est bien malaisé de vouloir caractériser les étages de végétation à partir de bases floristiques.

Enfin, des fruticées sont attestées comme terme ultime de l'action de l'homme en Dalmatie, dans le Rif et surtout en Corse et dans le Haut Atlas où le domaine naturel des xérophytes épineuses en coussinet a été largement étendu par l'action humaine. Il n'est alors pas étonnant que ce type biologique ait une signification bioclimatique si ambiguë.

En conclusion, la région méditerranéenne a connu une histoire rythmée par les vicissitudes du climat et la position particulière des refuges. Après l'optimum holocène, des modestes variations climatiques ont été mises en évidence par d'autres disciplines que l'analyse pollinique (variation des niveaux lacustres et des langues glaciaires : MAGNY, 1994) et ont pu, avec les phénomènes migratoires, constituer un facteur orientant la dynamique des écosystèmes ; mais, surtout en région méditerranéenne, ces paramètres sont mineurs vis-à-vis de l'action anthropique dont l'ancienneté depuis au moins 6 000 ans force à admettre qu'aucune végétation méditerranéenne n'est plus en équilibre avec le climat, soit qu'elle continue à souffrir d'une intense dégradation au sud de la Méditerranée, soit qu'elle témoigne d'un processus rapide de remontée biologique (nord de la Méditerranée) (BARBERO *et al.,* 1991). Il est

Source : MNHN

alors presque illusoire de vouloir tirer des indications bioclimatiques précises de l'observation de la végétation actuelle.

Son ancienneté, la gravité de ses effets dans les montagnes méditerranéennes, obligent à considérer l'action humaine comme facteur historique déterminant.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme MEDIMONT de la C.E.E. (M. DUBOST, coordinateur). Nous remercions les nombreux lecteurs anonymes qui ont bien voulu nous aider à amender le manuscrit original.

REFERENCES

ALESIO, A., ALLEGRI, L., BELLA, F., CALDERONI, G., CORTESI, C., DAIPRA, G., DE RITA, D., ESU, D., FOLLIERI, M., IMPROTA, S., MAGRI, D., NARCISI, B., PETRONE, V. & SADORI, L., 1996.– ^{14}C dating, geochemical features, faunistic and pollen analysis of the uppermost 10 m core from Valle di Castiglione (Rome, Italy). *Geologica Romana*, XXV : 287-308.

ANDRIEU, V., EICHER, U. & REILLE, M., 1993.– La fin du dernier Pléniglaciaire dans les Pyrénées (France) : données polliniques, isotopiques et radiométriques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 316, sér. II (2) : 245-250.

BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R. & QUEZEL, P., 1990.– Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio,* 87 : 151-173.

BEAULIEU, J.-L. de, 1977.– *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises*. Thèse Université Aix-Marseille III : 358 p.

BEAULIEU, J.L. de & REILLE, M., 1992.– Long Pleistocene pollen sequences from the Velay plateau (Massif Central, France). I. Ribains maar. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 1 : 233-242.

BENNETT, K.D., TZEDAKIS, P.C. & WILLIS, K.J., 1991.– Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18 : 103-115.

BEN TIBA, B. & REILLE, M., 1982.– Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale) : premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, VIII (4) : 75-86.

BERNARD, J. & REILLE, M., 1987.– Nouvelles analyses polliniques dans l'Atlas de Marrakech, Maroc. *Pollen et Spores*, XXXIX (2-3) : 225-240.

BEUG, H.J., 1977.– Vegetationgeschichtliche Untersuchungen im Küstenbereich von Istrien (Jugoslawien). *Flora*, 166 (1) : 357-381.

BIRKS, H.J.B. & LINE, J.M., 1993.– Glacial refugia of European trees - a matter of chance ? *Dissertationes Botanicae*, 196 : 283-291.

BRANDE, A., 1973.– Untersuchungen zur postglazialen Vegetationgeschichte im Gebiet der Beretva-Niederungen (Dalmatien, Herzegowina). *Flora*, 162 : 144.

DEMESURE, B., 1995.– *Analyse de la diversité chloroplastique en utilisant des fragments-PCR chez des Fagacées :* Fagus sylvatica *L. et* Quercus *ssp.* Thèse, Université de Bordeaux 1, Xxp.

GUIOT, J., 199O.– Methodology of the last climatic cycle reconstruction in France from pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.*, 80 : 49-69.

HUNTLEY, B., 1991.– How plants respond to climatic change : migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Annals of Botany*, 67, 15-22.

HUNTLEY, B. & BIRKS, H.J.B., 1983.– *An Atlas of past and present pollen maps for Europe : 0-13 000 years ago*. Cambridge University Press.

HUNTLEY, B. & PRENTICE, I.C., 1993.– Holocene vegetation and climates of Europe. In *Global Climates since the Last Glacial Maximum* (ed. H.E. WRIGHT Jr., J.E., KUTZBACH, T., WEBB III, W.F., RUDDIMAN, F.A., STREET-PERROTT & P.J., BARTLEIN), University of Minnesota Press, Minneapolis & London : 136-168.

KELLY, M.J. & HUNTLEY, B., 1991.– An 11,000 year record of vegetation and environment from lago di Martignano, Latium, Italy. *Journal of Quaternary Science*, 6 (3) : 209-224.

LAMB, H.F., EICHER, U. & SWITZUR, V.R., 1989.– An 18,000 year record of vegetation, lake-level and climatic history from the Middle Atlas, Morocco. *J. Biogeogr.*, 16 : 65-74.

LOWE, J.J., 1992.– Late-glacial and early Holocene lake sediments from the northern Apennines, Italy. Pollen stratigraphy and radiocarbon dating. *Boreas*, 21 : 193-208.

MAGNY M., 1995.– *Une histoire du climat. des derniers mammouths au siècle de l'automobile.* Editions errance : 176 p.

PENALBA, M.C., 1989.– *Dynamique de végétation tardiglaciaire et holocène du centre-nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique*. Thèse Université Aix-Marseille III, 163 p.

PONS, A. & REILLE, M. 1988.– The Holocene and Upper Pleistocene record from Padul (Granada, Spain) : a new study. *Palaeogeography, Palaeclimatology, Palaeoecology*, 66 : 243-263.

PONS, A., GUIOT, J., BEAULIEU, J.L. de & REILLE, M., 1992.– Recent contributions to the climatology of the Glacial-Interglacial cycle based on French pollen sequences. *Quaternary Science Reviews,* 11 : 439-448.

REILLE, M. 1976.– Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains : premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 2 : 153-170.

REILLE, M., 1977.– Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). Xe Congrès INQUA, Birmingham. *Suppl. Bull. A.F.E.Q.*, 50 : 53-76.

REILLE, M., 1990a.– *Leçons de palynologie et d'analyse pollinique.* CNRS, Paris : 206 p.

REILLE, M., 1990b.– La tourbière de La Borde (Pyrénées Orientales, France) : un site clé pour l'étude du Tardiglaciaire sud-européen. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 310, sér. II : 823-829.

REILLE, M., 1992.– New pollenanalytical researches in Corsica : the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller Forests. *New Phytol.*, 122 : 359-378.

REILLE, M., 1995.– Creno lake, Corsica, France : a key site in the western Mediterranean area from the end of the Würm to the present. XIVe symposium A.P.L.F., Paris, Abstracts : 86.

REILLE, M. & BEAULIEU, J.L. de, 1990.– Pollen analysis of a long younger Pleistocene continental sequence in a Velay maar (Massif Central, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80 : 35-48.

REILLE, M. & PONS, A., 1992.– The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of the mediterranean basin : a note on pollen analytical data. *Vegetatio*, 99-100 : 13-17.

REILLE, M. & ANDRIEU, V., 1993.– Variations de la limite supérieure des forêts dans les Pyrénées (France) pendant le Tardiglaciaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 316, II : 547-551.

REILLE, M. & ANDRIEU, V., 1995.– The late Pleistocene and

Source : MNHN

Holocene in the Lourdes basin, western Pyrenees, France : new pollen analytical and chronological data. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 41 : 1-21.

REILLE, M. & LOWE, J.J., 1993.– A reevaluation of the vegetation history of the eastern Pyrénées (France) from the end of the last Glacial to the present. *Quaternary Sciences Reviews*, 12 : 47-77.

SALAMANI, M., 1991.– premières données palynologiques sur l'histoire holocène du massif de l'Akfadou (Grande Kabylie, Algérie). *Ecologia Mediterranea*, XVII : 145-159.

SALAMANI, M., 1993.– premières données paléophytogéographiques du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) dans la région de Grande Kabylie (N-E Algérie) ; *Palynosciences*, 2 : 147-155.

SUGITA, S., 1992.– *A model of pollen source area for an entire basin*. 8th International Palynological Congress. Aix-en Provence, Abstracts : 143.

THINON, M., 1992.– *L'analyse pédoanthracologique. Aspects méthodologiques et applications*. Thèse Université Aix-Marseille III : 317 p.

TRIAT-LAVAL, H., 1978. *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône*. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille : 343 p.

VAN DER KNAAP, W.O. & VAN LEEUWEN, J.F.N., 1995.– Holocene vegetation succession and degradation as response to climatic change and human activity in the Serra de Estrella, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 89 : 153-211.

VAN LEEWEN J., 1991.– Diagrammes polliniques de Candieira, unpublished data. In *XV peat excursion of the Syst. Geobot. Institut, Univ. Bern. Second part : Serra de Estrella (Portugal).*

VERNET, J.L., 1973.– Contribution à l'histoire de la végétation du sud-est de la France au Quaternaire d'après les charbons de bois principalement. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, 4 (1) : 1-90.

WATTS, W.A., 1985.– A long pollen record from laghi di Monticchio, southern Italy : a preliminary account. *Geol. Soc. London,* 142 : 491-499.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The main effect of glaciation on the vegetation cover of much of Europe was the removal of previously existing vegetation types. The latter were reduced to a few refuges, and a kind of "zero state" prevailed which was the starting point for the development of new forests at the beginning of the succeeding interglacial stage. The scattered distribution of refuges during successive cold periods is the main reason why major differences in the vegetation cover occurred in successive interglacial stages. Mediterranean mountains do not have one forest history but some ten histories, all of them probably different in some way, and determined by alternating climatic cycles that occurred during the last million years. To understand the present day vegetation it is of main interest to know the sequence which began some 150 centuries ago as a result of the climate improvement at the start of the late-glacial. It may be described through a synthesis of the data obtained for the 16 sites referred to in FIG. 1.

• During the late-Glacial Interstadial, the optimum of which was centered on 12 000 ^{14}C yrs B.P., pioneer dynamics led to the rapid develoment of deciduous *Quercus* forests mixed with mesophilous trees in all the Mediterranean mountains that are today subhumid or humid (FIG. 5). Northwards, at the limit of the Mediterranean area, pine forests became established (FIG. 3). For floristical reasons, Corsica is the only region for which a unique forest development is recorded. Evidence for sclerophyllous oak forests is found only in southern Spain (FIG. 4).

• Between 11 000 and 10 000 B.P., the climate deterioration of the Younger Dryas caused a forest decline and an expansion of steppe species almost everywhere, whereas in Kabylia (FIG. 7) an optimum of *Cedrus* was experienced.

• The vegetation climax was attained at about 7000 B.P., that is to say prior to any human activity in the mountains.

Deciduous *Quercus* forests were dominant throughout the Mediterranean Basin, together with fir forests to the north and *Cedrus* forests in the Rif.

– Pine forests played a role only in northern Spain, the southern Alps and Corsica.

– *Quercus ilex* forests were restricted to regions with a semi-arid climate. Elsewhere there are few indications of typically Mediterranean vegetation types.

During the latter part of the Postglacial, human action brought about a diversification of vegetation types, with three main consequences :

– the dominance of sclerophyllous oak forests as a replacement of deciduous oak forests ;

– the expansion of *Fagus* and *Carpinus* at the expense of *Abies ;*

– the widespread development of maquis, garrigues and mato-rals.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (3) 1996 : 171-189

ESPÈCES DOMINANTES ET BIODIVERSITÉ : RELATION AVEC LES CONDITIONS ÉDAPHIQUES ET LES PRATIQUES AGRICOLES POUR DES PRAIRIES DES MARAIS DU COTENTIN*

Dominique ORTH & Colette M. GIRARD

Laboratoire de Géobotanique, INAPG, 78850 Thiverval-Grignon, France

SUMMARY
(original scientific paper)

DOMINANT SPECIES AND BIODIVERSITY : RELATION WITH EDAPHIC CONDITIONS AND AGRICULTURAL MANAGEMENT IN MARSHY GRASSLANDS OF COTENTIN (FRANCE).

More than fourty grassland stations from the Marais du Cotentin were studied during spring, summer and autumn 1993. Evaluation of the plant species cover from the three periods were used to build a botanical typology based on the dominant species. The same data were used to compute species richness and Shannon and evenness indices for all stations. The indicative value of botanical types towards habitat factors and agricultural management were also analyzed. In conclusion, for the land manager, the botanical typology may be used as a tool for identification of sites on behalf of species biodiversity and it seems necessary to separate between biodiversity and patrimonial quality.

KEY WORDS : Grasslands - Botanical types - Habitat factors - Agricultural management - Biodiversity.

RÉSUMÉ
(article original)

Une quarantaine de stations de prairies permanentes des marais du Cotentin ont été étudiées aux printemps, été et automne de l'année 1993. Les notations du recouvrement des espèces aux trois périodes ont servi à réaliser une typologie botanique basée sur les espèces dominantes. Ces mêmes données ont aussi servi à calculer la richesse spécifique et les indices de Shannon et d'équitabilité pour toutes les stations. Les types botaniques ont été analysés en fonction de leur valeur indicatrice de conditions écologiques, de modes d'exploitation agricole et de diversité spécifique. La typologie botanique élaborée fournit au gestionnaire un outil d'identification de sites en fonction de la biodiversité et on conclut qu'il est bon de différencier entre diversité spécifique et intérêt patrimonial.

MOTS CLÉS : Prairies - Types botaniques - Conditions stationnelles - Pratiques agricoles - Biodiversité.

INTRODUCTION

Les zones humides constituent des espaces de transition entre la terre et l'eau elles sont le lieu d'étapes essentielles dans les chaînes trophiques, tout en jouant un rôle déterminant dans la gestion de l'eau. Ces zones humides sont par ailleurs des milieux naturels fragiles et menacés. Pendant les décennies d'une agriculture productiviste ces milieux ont fait l'objet de drainages plus ou moins raisonnés et, dans le nouveau contexte d'une agriculture aux productions réglementées, elles sont naturellement les premiers lieux sujets à la déshérence, voire à l'abandon. Ceci explique le souci du Ministère de l'Environnement de promouvoir une véritable politique de conservation des zones humides, en concertation avec d'autres ministères.

Les marais du Cotentin correspondent à l'une des 87 grandes zones humides d'importance nationale (COMMISSARIAT GÉNÉRAL DU PLAN 1994). Le Parc Naturel Régional des Marais du Cotentin et du Bessin, créé en 1991 concerne 117 communes et regroupe 25 000 ha de zones sensibles. Dix huit mille hectares sont actuellement éligibles au titre des contrats de gestion (article 2078/92 de l'Union Européenne) établis entre l'État et les agriculteurs acceptant d'adopter des modes d'exploitation particuliers dans des

* Manuscrit reçu le 5 décembre 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 22 avril 1996.

Source : MNHN

secteurs de biotopes rares et sensibles, afin d'assurer la pérennité de cet espace reconnu d'intérêt national.

Ces contrats de gestion visent à maintenir une agriculture respectueuse de l'environnement, gérant les zones de marais en accord avec les caractéristiques écologiques de ces lieux, tout en assurant un appoint économique aux exploitations agricoles (BONNIEUX *et al.*, 1995). Compte tenu des contraintes de milieu, ces zones de marais représentent des surfaces toujours en herbe obligatoires. Leur utilisation par les agriculteurs est très variée puisqu'on peut y relever aussi bien une absence d'exploitation (certaines parcelles présentent des signes d'enfrichement) qu'une exploitation relativement intensive avec apports de fertilisants azotés, potassiques et phosphatés. Les pratiques actuelles varient du pâturage exclusif jusqu'à la fauche exclusive en passant par tous les stades intermédiaires de pâture et de fauche combinées selon des fréquences plus ou moins importantes et une charge de pâturage extrêmement variable.

Il paraît donc intéressant pour le Parc Naturel Régional de pouvoir disposer à la fois d'une vision globale, homogène et aisément actualisable de ce vaste territoire et de données spatialisées suffisamment précises. Des données de télédétection devraient permettre l'identification, puis la généralisation d'observations ou de mesures sur le terrain ordinairement acquises de manière très ponctuelle. Dans le cadre d'une thèse réalisée à l'INA PG (ORTH, 1996), un certain nombre d'indicateurs de l'état et de l'évolution de ces milieux pouvant être inclus dans un tableau de bord de l'environnement du Parc Naturel Régional ont été recherchés. Ces indicateurs doivent à la fois être identifiables et représentables graphiquement par télédétection (vision globale) tout en étant pertinents vis-à-vis des caractéristiques écologiques. Nous discutons dans cet article de l'intérêt de l'un de ces indicateurs : les types botaniques établis à partir des espèces végétales dominantes, vis à vis de critères de biodiversité en relation avec les conditions stationnelles et les modes d'exploitation agricole. Y a t-il une relation entre types botaniques et conditions stationnelles d'une part, biodiversité d'autre part ? La sélection d'un nombre limité d'espèces ne risque t-elle pas de faire disparaître de telles relations ?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ZONE D'ÉTUDE

Les marais du Cotentin et du Bessin, situés dans les zones dépressionnaires de l'isthme du Cotentin, constituent un ensemble de digitations organisées autour de quatre cours d'eau principaux (l'Aure, la Vire, la Taute, la Douve) et de leurs affluents qui s'insèrent dans un paysage de bocage traditionnel.

Au bocage (ou "*haut pays*") correspond une mosaïque de prairies permanentes, généralement bien drainées, et de parcelles cultivées, tandis que le marais proprement dit ne comprend que des prairies permanentes, plus ou moins bien drainées et soumises pendant l'hiver à des phases de submersion de fréquence et durée variables. Ce marais n'est en revanche pas soumis à la salure. En effet, des portes à flot, situées aux embouchures des rivières sont ouvertes en marée descendante, permettant l'écoulement de l'eau douce, et sont fermées à marée haute, évitant ainsi la pénétration de l'eau de mer à l'intérieur des terres. La zone des marais constitue un milieu particulièrement riche sur le plan de la flore et la faune, et plus particulièrement de l'avifaune.

Ce travail s'applique aux marais à dominante tourbeuse. A l'intérieur des marais (FIG. 1), deux zones-test ont fait l'objet d'observations et de mesures de terrain de 1992 à 1994. Il s'agit du marais des Mottes (339 ha) situé dans la vallée de la Douve, au nord-ouest de Carentan et du marais de Tribehou (103 ha) localisé dans celle de la Taute, au sud-est de cette agglomération. Ces deux zones ont été choisies car elles sont représentatives, tant au niveau des sols, des caractéristiques hydriques que des types de prairies permanentes, de près des deux tiers de la surface totale de ces marais (FLAGEOLLET & LAPLACE-DOLONDE, 1982). Compte tenu de la finalité agronomique de ce travail, on a choisi d'étudier des prairies qui font, la plupart du temps, l'objet d'une exploitation régulière par les agriculteurs. Nous avons volontairement travaillé hors des Zones d'Intérêt Écologique Majeur (ZIEM) qui font l'objet d'une étude particulière par le Parc Naturel Régional et qui représentent moins du tiers de la surface totale. Nous nous sommes intéressées à la relation entre les espèces dominantes des prairies de ces deux zones-test avec les conditions stationnelles (les sols, la profondeur de la nappe et la durée de la submersion), les modes de gestion agricole et la biodiversité.

ÉTABLISSEMENT DE LA TYPOLOGIE BOTANIQUE

De quarante quatre à quarante neuf stations botaniques (selon les périodes), réparties entre les deux zones-tests mentionnées ci-dessus, ont été choisies par échantillonnage stratifié de façon à représenter une large gamme de situations, chacune correspondant à des conditions écologiques homogènes. Elles ont fait l'objet d'observations, de descriptions et de mesures de terrain au cours des années 1992 et 1993 et à différentes saisons (printemps, été, automne). Des relevés botaniques ont été réalisés sur une aire minimale variant de 25 à un peu plus de 100 m^2, selon la plus ou moins grande hétérogénéité spatiale de la composition botanique appréciée par description d'aires adjacentes de tailles croissantes (spirale logarithmique). Il peut ainsi y avoir plusieurs stations au sein d'une même parcelle agricole de grande taille présentant une grande

Source : MNHN

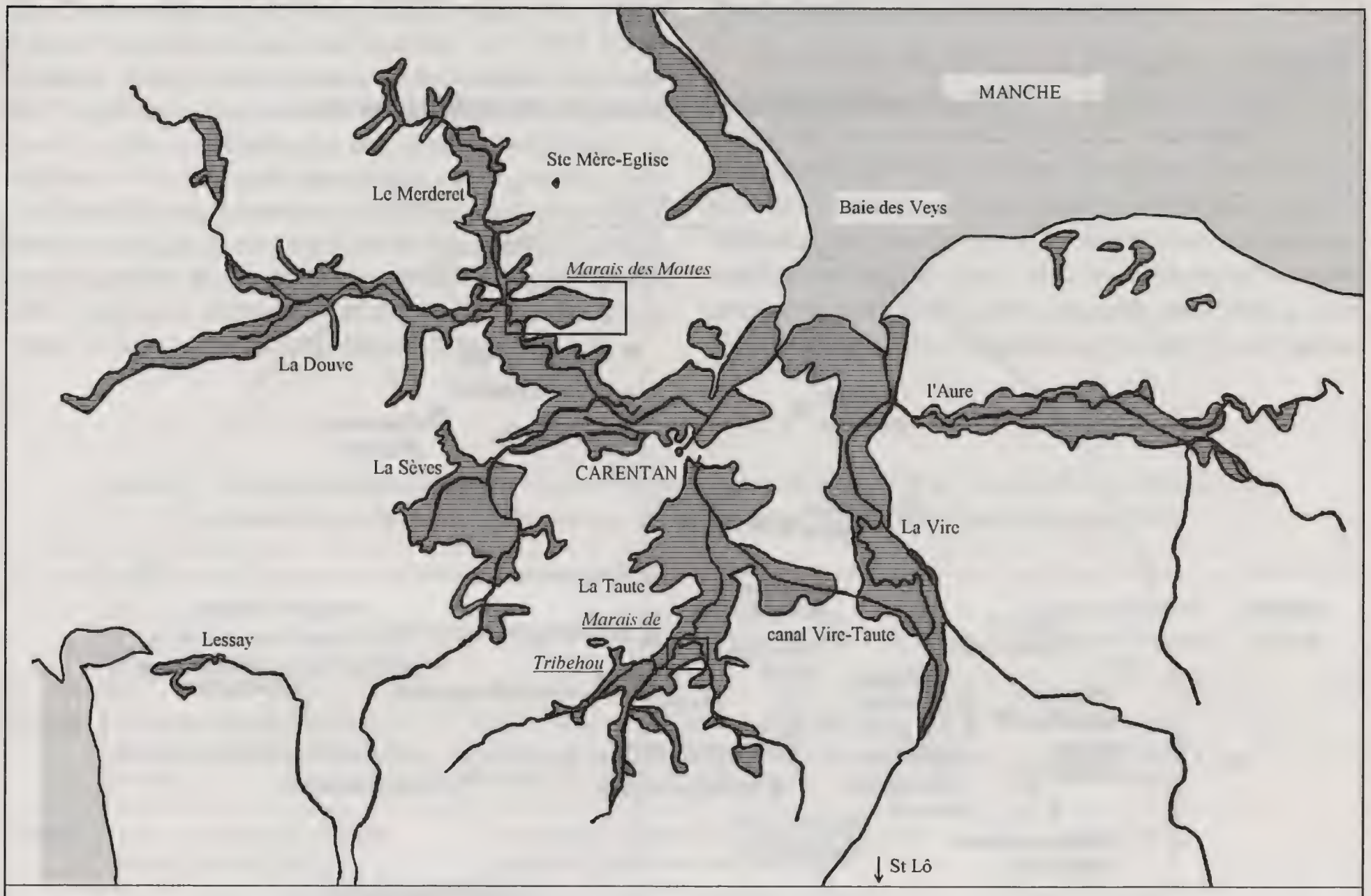


Fig. 1.– Les marais du Cotentin et du Bessin et les 2 zones-test.
The marshes of Cotentin and Bessin and the 2 test-zones.

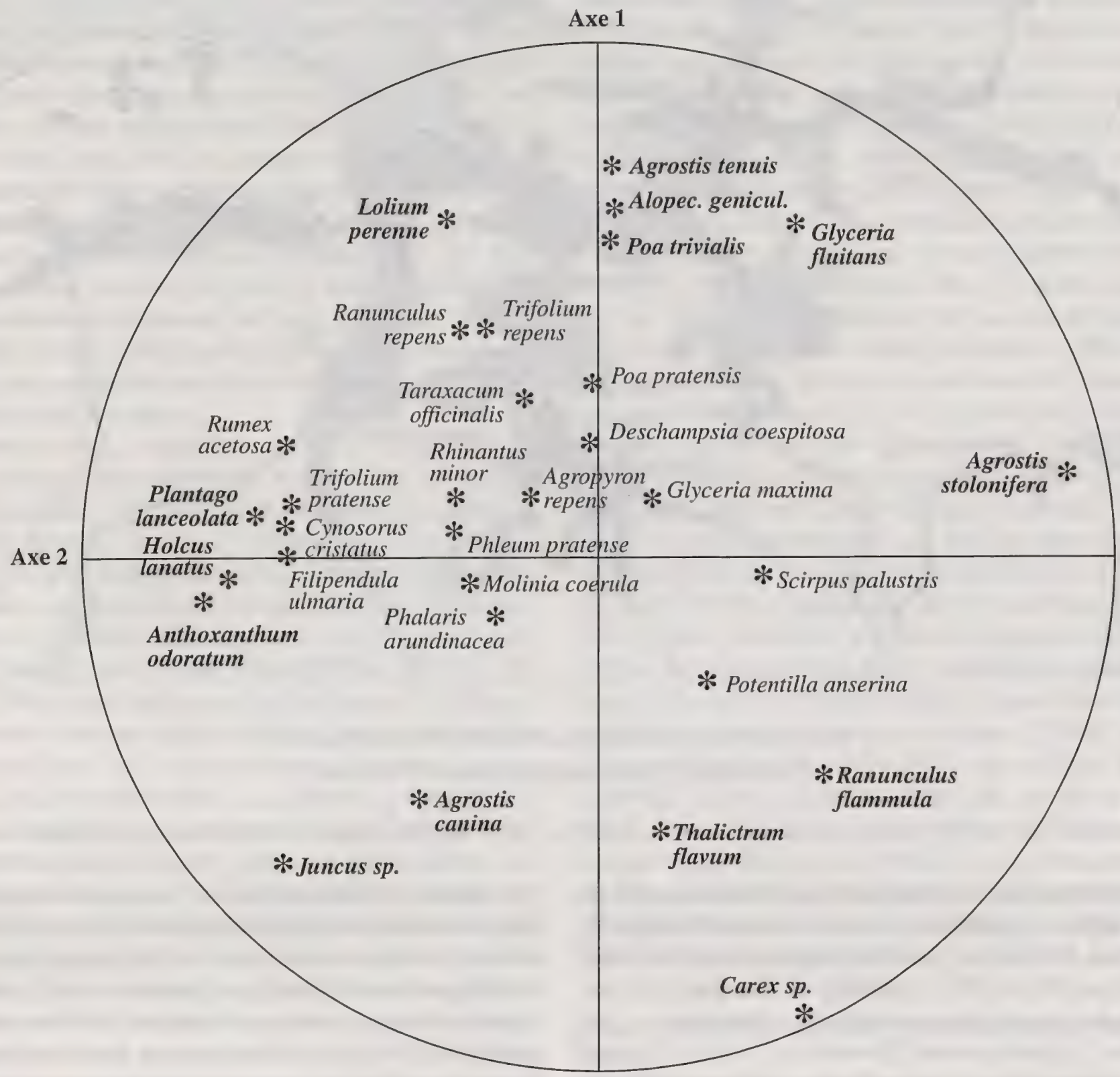
diversité écologique. Le taux de recouvrement (en %) de chaque espèce végétale a été noté à chaque fois, sur la base d'une évaluation visuelle s'appuyant sur la charte proposée par FOLK (1951), contrôlée en fonction du recouvrement des grands groupes végétaux : Graminées et graminoïdes, Légumineuses, Diverses et "sol nu" quand celui-ci était visible. Cette méthode a déjà été présentée dans d'autres études sur les prairies permanentes (GIRARD, 1987 ; BENOIT *et al.,* 1988).

Nous avons classé les relevés effectués sur le terrain en 1993 en fonction des taux de recouvrements et non de la seule présence-absence d'espèces végétales, critère qui est par la suite difficilement comparable avec la valeur et l'usage agronomique des parcelles, ainsi d'ailleurs qu'avec les données de télédétection (réflectance de terrain, données satellitaires) qui ont été utilisées pour réaliser une cartographie des marais (ORTH, 1996). Ce classement des relevés selon le recouvrement a été réalisé sur la base des espèces dominantes à chaque période d'observation. En effet, en fonction de leur recouvrement, les espèces vont contribuer à la physionomie des prairies sur les critères : hauteur et densité du couvert végétal, état plus ou moins chlorophyllien, présence ou non d'inflorescences, présence ou non de sol nu, et seront responsables des comportements spectraux (GIRARD *et al.,* 1990). Les espèces retenues contribuent à assurer 80 % du recouvrement total, ceci pour chacune des stations (DAGET & POISSONET, 1971). Le choix a été effectué séparément pour chaque période, car, en fonction de la précocité et des compétitions entre les espèces, leur recouvrement peut varier de façon importante dans le temps. Ces variations d'abondance doivent être considérées comme un aspect du fonctionnement normal de la communauté pour des prairies soumises à un mode d'exploitation stable sur le long terme (VAN ANDEL *et al.*, 1991). Trente trois espèces ont été ainsi retenues en mai, 39 en juillet et 32 en octobre.

Les groupes d'espèces ont été déterminés par l'Analyse en Composantes Principales (ACP) des relevés en fonction des pourcentages de recouvrement des espèces (FIG. 2), qui a permis de faire apparaître les combinaisons d'espèces dominantes. Ensuite les stations ont été regroupées en utilisant une méthode de classification par parti-

Source : MNHN

Les variables les plus contributives aux axes sont représentées en gras.



Pourcentage de la variation totale expliquée par les axes principaux (ACP juillet)

axes	axe 1	axe 2	axe 3	axe 4	axe 5	total
% var. totale	30,3	19,7	9,1	7,7	5,8	72,6

FIG. 2.– Cercle de corrélation entre les espèces (variables) et les 2 premiers axes de l'ACP des données de juillet.

Correlation circle between species (variables) and the 2 first axis of PCA for the July data.

Source : MNHN

tion DIMITRI (GIRARD & KING, 1988), à partir des combinaisons initiales issues des résultats de l'ACP. Cette méthode permet à tout moment au thématicien de contrôler l'agrégation des stations en groupes botaniques en fonction des combinaisons des espèces végétales. La méthode a été appliquée séparément aux 3 périodes, puis une classification ascendante hiérarchique (distance euclidienne, agrégation sur la moyenne des distances pondérées) a permis de contrôler la stabilité des types définis aux 3 périodes (distances intratypes minimales aux 3 dates) et de proposer une typologie commune (TAB. I).

ÉVALUATION DE LA BIODIVERSITÉ

En fonction des niveaux de perception et d'organisation considérés on distingue : la diversité ß correspondant au nombre de communautés végétales homogènes qui peut être identifié dans une surface donnée, la diversité α (ou diversité locale) qui correspond au nombre d'espèces végétales présentes par unité de surface dans une communauté donnée (WHITTAKER, 1972) et la diversité γ correspondant au nombre d'espèces présentes dans toute la zone d'étude. C'est la diversité α qui est discutée ici, car faisant

TABLEAU I.– Les types botaniques (la nomenclature utilisée pour les espèces est celle de la *Nouvelle Flore de Belgique*, 1978).
The botanical types (the nomenclature used for the species is from the Nouvelle Flore de Belgique, *1978).*

	Espèces majeures (de 8 à plus de 40 % de recouvrement aux trois périodes)	**Espèces stables (de 1 à 8 % de recouvrement aux 3 périodes)**	**Type de marais (d'après PROVOST, 1982)**	**Nombre stations**
Type A	*Poa pratensis, Agrostis tenuis, Agrostis stolonifera, Ranunculus repens.*	*Lolium perenne, Taraxacum officinale, Trifolium repens, Alopecurus geniculatus, Carex sp., Holcus lanatus, Potentilla anserina, Rumex acetosa.*	Marais banal intermédiaire transformé	7
Type B	*Agrostis stolonifera, Agrostis tenuis, Glyceria fluitans.*	*Poa pratensis, Ranunculus repens, Alopecurus geniculatus, Anthoxanthum odoratum.*	Marais banal	4
Type C	*Carex*, surtout *Carex panicea, Carex demissa, Cirsium dissectum, Carex disticha.*	*Agrostis stolonifera, Juncus sp., Phalaris arundinacea, Potentilla anserina, Plantago lanceolata, Ranunculus repens, Rumex acetosa.*	Marais tourbeux	5
Type D	*Agrostis stolonifera, Carex disticha, Carex nigra, Eleocharis palustris.*	*Potentilla anserina, Agrostis tenuis, Juncus sp., Poa pratensis, Ranunculus flammula, Taraxacum officinale.*	Marais banal intermédiaire tourbeux	7
Type E	*Anthoxanthum odoratum, Juncus acutiflorus, Juncus conglomeratus, Juncus effusus., Plantago lanceolata, Rumex acetosa.*	*Carex sp., Filipendula ulmaria, Holcus lanatus, Ranunculus repens, Agrostis stolonifera, Cynosurus cristatus, Glyceria fluitans, Lolium perenne, Poa pratensis, Trifolium repens, Rhinantus minor, Taraxacum officinale.*	Marais banal	4
Type F	*Carex disticha, Carex vesicaria., Juncus acutiflorus, Agrostis stolonifera.*	*Anthoxanthum odoratum, Ranunculus repens, Agrostis canina, Glyceria fluitans, Glyceria maxima, Phalaris arundinacea, Phleum pratense, Filipendula ulmaria, Plantago lanceolata, Ranunculus flammula.*	Marais banal	6
Type G	*Carex disticha, Carex panicea, Juncus acutiflorus, Juncus effusus, Anthoxanthum odoratum, Holcus lanatus.*	*Agrostis canina, Agrostis stolonifera, Agrostis tenuis, Glyceria fluitans, Phleum pratense, Trifolium repens, Potentilla anserina, Ranunculus flammula, Ranunculus repens.*	Marais banal intermédiaire tourbeux	8
Type H	*Glyceria maxima, Agrostis stolonifera, Poa pratensis.*	*Carex sp., Ranunculus repens, Phalaris arundinacea, Anthoxanthum odoratum, Juncus sp.*	Marais banal	3
Type I	*Filipendula ulmaria, Phalaris arundinacea, Juncus acutiflorus, Rumex acetosa.*		non envisagé	3

Source : MNHN

l'objet des préoccupations actuelles du Parc Naturel Régional des Marais, même si une grande attention devrait être apportée à la diversité ß, garante de la diversité sur l'ensemble du Parc Naturel Régional.

La richesse spécifique et la richesse patrimoniale

Nous avons utilisé des mesures de la biodiversité, calculées à partir des relevés réalisés respectivement en mai, juillet et octobre 1993. D'une part la **richesse spécifique**, qui correspond au nombre d'espèces présentes dans chaque relevé, d'autre part la **richesse patrimoniale** évaluée en fonction du nombre d'espèces, soit bénéficiant d'un statut de protection, soit d'une rareté reconnue dans la littérature (Atlas floristiques de PROVOST, 1993 et DUPONT, 1962), soit d'un habitat très spécifique. La liste des espèces et leur statut (d'après ZAMBETTAKIS & MAHLER, 1993) sont donnés dans le tableau II.

Les indices

Deux indices représentant la **diversité spécifique** (BARBAULT, 1992) ont aussi été calculés à partir des relevés réalisés aux 3 périodes en 1993. Il s'agit de **l'indice de Shannon**, modifié ainsi pour notre étude :

$$H' = - \sum pi \log_2 pi \text{ avec } pi = ni/N$$

pi est ici le pourcentage de recouvrement, ni est le recouvrement en projection verticale de l'espèce i et N = 100, surface de la station.

L'indice de Shannon a des valeurs fortes pour des espèces avec des recouvrements de même importance, il prend des valeurs faibles lorsque quelques espèces ont de forts recouvrements.

L'autre indice calculé est **l'équitabilité :**

$$E = H'/ \log_2 S$$

S = richesse spécifique

L'équitabilité varie de 0 à 1, elle tend vers 0 quand une espèce a un très fort recouvrement, tandis qu'elle est de 1 lorsque toutes les espèces ont même importance. En dépit de sa valeur synthétique, l'équitabilité présente une gamme de variation faible, de ce fait elle sera peu discutée, nous analyserons plutôt d'une part la richesse spécifique et d'autre part l'indice de Shannon.

TABLEAU II.– Liste, statuts et répartition (en nombre de relevés dans les types botaniques) des espèces d'intérêt patrimonial.

List, kind and repartition (in number of relevés inside each botanical type) of patrimonial species.

		TYPES BOTANIQUES								
Espèces	**Statut**	**A**	**B**	**C**	**D**	**E**	**F**	**G**	**H**	**I**
Baldellia repens	A			2	1					
Carex hostiana	A				1					
Juncus compressus	A		1	1	3		1	1		
Œnanthe fistulosa	D	2	2	2	6				1	
Pedicularis palustris	**R**							1		
Scirpus tabernaemontani	B		1							
Senecio aquaticus	D			1	4	3	8		1	
Stellaria palustris	AC				3			1		
Thalictrum flavum	BC			10	2	3	1			
Triglochin palustre	BC			1	11			3		
Total d'espèces		**1**	**3**	**6**	**8**	**2**	**3**	**4**	**2**	**0**

STATUTS	
A	Espèce rare dans la région, au moins depuis le 19e siècle (cf. PROVOST)
B	Espèce s'étant raréfiée au niveau régional (cf. PROVOST)
C	Espèce abondante dans les marais du Cotentin, rare ailleurs dans la région (cf. PROVOST)
D	Espèce abondante mais rare en France
R	**Espèce protégée au niveau régional**

LES CONDITIONS STATIONNELLES

Les sols

La carte pédologique des marais au 1/100 000e a été levée mais n'est pas encore publiée (B. FOURNIER communication orale), par contre une cartographie détaillée (au 1/10 000e) a été réalisée par le Centre de Recherche en Géographie Physique et Environnement (CREGEPE) sur les marais des Mottes et de Tribehou. Pour chaque station un profil pédologique a été décrit.

La profondeur de la nappe

Les informations sur la profondeur de la nappe ont été acquises sur le terrain à partir de piézomètres installés spécialement lors des campagnes de mesures de 1993, mais compte tenu du temps nécessaire à la réalisation de ces mesures et des variations parfois très rapides des niveaux de la nappe il a fallu privilégier la simultanéité des observations à l'exhaustivité. Il manque donc des données pour certaines stations.

Pour gérer la variabilité de la profondeur de la nappe entre les séries de mesures, nous avons utilisé des classes de profondeur établies de la façon suivante. Sachant que l'enracinement des prairies est en général superficiel (LAISSUS, 1984), les situations de nappe très proche ou proche (-5 à -25 cm) restent extrêmement contraignantes pour les espèces dont le système racinaire craint l'anoxie. Pour des raisons inverses, en cas de nappe profonde (plus de 60 cm) la végétation se développant sur histosols peut être en situation de sécheresse édaphique, peu favorable au développement ou au renouvellement des systèmes

Source : MNHN

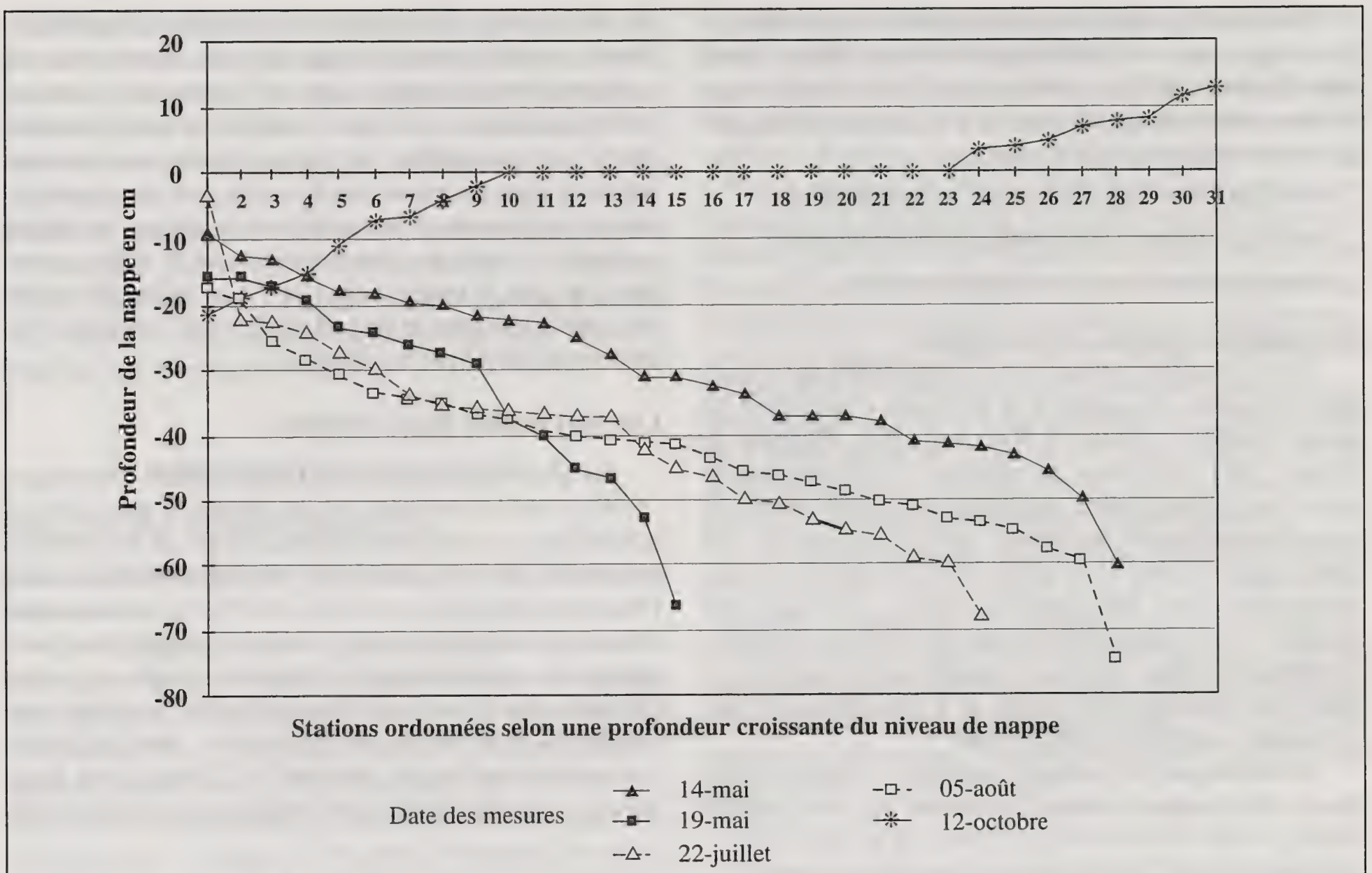


FIG. 3.– Profondeur de la nappe (en cm) dans les stations, selon les périodes, graphiques ayant servi à l'élaboration des classes

Graphs of water table depth (in cm) within each station, according to the date of measurement, used for the choice of the water table depth classes

aériens. C'est à partir de ces références et après établissement des graphes de répartition de la profondeur de la nappe dans les stations, pour chaque période, que nous avons établi des classes de faible, moyenne et forte profondeur. Les limites de ces classes, variant suivant la saison, correspondent aux points d'inflexion de chacun de ces graphes (illustré par la figure 3). Le cas extrême est présenté par les données d'octobre 1993 où les observations ont eu lieu le premier jour de la submersion hivernale 1993-1994. La répartition est la suivante :

PROFONDEUR FAIBLE : mai -5 à -25 cm, juillet -5 à -35 cm, octobre + 10 à 0cm

PROFONDEUR MOYENNE : mai -25 à -35 cm, juillet -35 à -45 cm, octobre 0 à -10 cm

PROFONDEUR FORTE : mai -35 à - 60 cm et plus, juillet -45 à -60 cm et plus, octobre -10 à -15 cm et plus.

La submersion

Une partie des informations concernant la submersion est issue d'études réalisées par le CREGEPE (FLAGEOLLET & LAPLACE-DOLONDE, 1982 ; POISSON, 1985 ; AGEZ & MORVILLIERS, 1985). Un modèle qualitatif de submersion prenant en compte : l'altitude de la station, le type de sol, la présence ou non d'un plancher argileux, la distance à une rivière, un canal ou un fossé etc., a pu être établi à partir d'observations de terrain de 1992, 1993 et 1994 complétées par des éléments fournis par le CREGEPE, pour les différentes stations au sein des zones-test.

La typologie proposée pour la submersion repose sur le modèle qualitatif ainsi que sur des mesures de submersion (hauteur de la lame d'eau et durée moyenne d'un épisode de submersion) réalisées au cours de l'hiver 1993-1994. On distingue les catégories suivantes :

- submersion forte et longue (exemple : lame d'eau de 40 à 60 cm sur plus d'une semaine en octobre 1993).
- submersion forte, plus courte (exemple : lame d'eau de 15 à 30 cm sur une durée de 48 h à 1 semaine en octobre 1993).
- submersion moyenne (exemple : lame d'eau de 5 à 10 cm, sur une durée de moins de 48 h en octobre 1993).
- submersion faible (exemple : eau affleurant en octobre 1993).

Source : MNHN

Une typologie du ressuyage des sols en fin de submersion a également été établie à partir d'observations de terrain effectuées en février 1993 et mars 1994. On distingue 3 vitesses de ressuyage à partir de l'estimation de l'engorgement des sols et de leur portance :

- ressuyage lent : sol très humide, portance faible
- ressuyage moyen : sol humide, portance moyenne
- ressuyage rapide : sol sec, bonne portance.

Les pratiques et modes d'exploitation

Avec les deux zones-test sélectionnées on couvre toute la gamme de pratiques et de modes d'utilisation en marais tourbeux (VIVIER & BAUDRY, 1988 ; GILIBERT & VIVIER, 1993), sauf deux cas extrêmes : la double fauche (qui n'est habituellement pratiquée que sur sol minéral et exceptionnellement les années peu pluvieuses sur les autres types de sols) et la friche ancienne qui ne sont pas représentées dans cette partie du marais. Les zones-test étudiées se regroupent en 10 types de pratiques et modes d'exploitation (TAB. III). Les données ont été acquises à partir des observations de terrain et d'enquêtes auprès des exploitants agricoles de 1992 à 1994.

On distingue les pratiques exclusives de pâture et de fauche des pratiques mixtes. Ce dernier cas correspond à une combinaison de fauche et de pâturage. Le déprimage, technique utilisée pour maîtriser la croissance de l'herbe, correspond à un pâturage limité (de 3 semaines à 1 mois) s'effectuant durant le mois de mai. Le niveau d'intensification est à considérer de façon relative, une pratique intensive dans les marais du Cotentin peut être appréciée comme moyennement intensive dans le bocage. La fauche seule est une pratique plus extensive que la pâture extensive, car dans le premier cas il n'y a ni apport ni restitution, tandis que dans le second cas il y a au moins une restitution organique par les animaux.

LES MÉTHODES STATISTIQUES

En plus de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) et de la méthode de classification par partition (DIMITRI) utilisées pour l'établissement de la typologie botanique, d'autres méthodes ont été employées pour l'étude statistique des relations entre les types botaniques et les conditions stationnelles (réalisée séparément pour chacun des paramètres). La démarche employée relève des méthodes d'analyse fréquentielle. Les variables stationnelles étant de nature qualitative, plus ou moins ordonnées selon les cas, chacune fait l'objet d'une typologie à partir desquelles sont étudiées les relations entre

TABLEAU III.– Les types de pratiques et modes d'exploitation.

The agricultural management types.

Types	Chargement animal	Fertilisation	Pratiques
friche récente	**Aucune exploitation**	**depuis 1 ou 2 ans**	
Fauche seule	0	0	fauche tardive (après mi-juillet à mi-août selon climat)
Pâture extensive	faible (< 1 UGB/ha) bovins ou (et) chevaux	0	fauche des refus
Fauche/pâture sans engrais	bovins (pâturage d'automne)	0	fauche courant juillet
Déprimage/fauche/ pâture sans engrais	bovins en mai (déprimage) bovins à l'automne	0	fauche fin juillet ou août
Pâture moyennent intensive	fort (> 2 UGB/ha) bovins (et chevaux selon les cas)	0 ou occasionnelle	fauche des refus
Fauche/pâture avec engrais	bovins (pâturage d'automne)	au printemps N, P, K, < 100 unités	fauche fin juin/début juillet
Déprimage/fauche/pâture avec engrais	bovins en mai (déprimage) bovins à l'automne	N, P, K < 100 unités	fauche fin juillet ou août
Ensilage/pâture avec engrais	bovins en août (> 2UGB/ha)	au printemps N, P, K, = 200 unités	fauche d'ensilage début juin
Pâture intensive	fort (> 2 UGB/ha) bovins	N, P, K de 100 à 200 unités régulière au printemps	fauche des refus

Source : MNHN

la flore dominante et les conditions stationnelles. On utilise des tableaux de contingence et le test du X^2 d'indépendance qui permet de mesurer la probabilité d'un lien entre les types botaniques et chacun des paramètres. En effet une analyse canonique des correspondances n'était pas réalisable puisque nous nous trouvons dans les limites de son application avec 47 stations pour plus de 30 modalités pour les différents paramètres (ter BRAAK, 1986 ; MINCHIN, 1987). Pour les mêmes raisons il n'était pas possible d'utiliser un modèle logistique linéaire (EZCURRA & MONTANA, 1984).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

ANALYSE DES TYPES BOTANIQUES

Stabilité interannuelle et représentativité des types botaniques

Neuf types botaniques ont été identifiés à partir des relevés de 1993. Le tableau I donne les espèces majeures (présentes aux 3 périodes avec des recouvrements de 8 à plus de 40 %), les espèces stables (présentes aux 3 périodes mais avec des recouvrements de 1 à 8 %) servant à leur caractérisation, ainsi que le nombre de stations par type. Le type I comprend 5 stations dont 4 ne sont décrites que pour la botanique et les sols en juillet 1993. La discussion des conditions stationnelles ne sera donc possible pour ce type qu'en fonction des modes de gestion agricole.

La stabilité interannuelle des types botaniques a été testée à partir des relevés effectués en 1992 (37 stations identiques les deux années). On observe un classement identique pour 26 (70 %) d'entre eux. Les 11 relevés qui changent d'affectation correspondent soit à des stations pour lesquelles il y a eu une modification des pratiques entre les 2 années (ce qui entraîne une variation dans les recouvrements des espèces), soit des relevés effectués à une seule période en 1992 (dans ce cas on prend mal en compte les variations saisonnières des valeurs de recouvrement des espèces), soit des relevés intermédiaires entre 2 types qui sont classés tantôt dans un type, tantôt dans l'autre selon les années.

Par ailleurs la représentativité des types botaniques par rapport à l'ensemble des marais tourbeux a été testée sur 200 parcelles de validation (2 093 ha), réparties sur l'ensemble des vallées tourbeuses. On obtient 157 parcelles, (1 729 ha, soient 82,6 %), classées dans les 9 types. Les 364 ha restants correspondent à relevés intermédiaires entre deux types. La typologie réalisée à partir des 2 zones-tests situées dans les vallées de la Douve et de la Taute est bien représentative des marais exploités des différentes vallées tourbeuses.

Comparaison des types botaniques avec d'autres études réalisées dans les marais

L'influence de la localisation de nos relevés dans le marais exploité sur la diversité est discutée en comparant nos relevés à d'autres également réalisés dans les marais du Cotentin. GILIBERT & VIVIER (1993) dans l'étude de prairies marécageuses exploitées ont un total de 86 espèces pour 35 relevés, avec de 13 à 29 espèces par relevé, tandis que ZAMBETTAKIS & MAHLER (1993) lors de l'étude des Zones d'Intérêt Écologique Majeur des marais (peu exploitées) relèvent 198 espèces au total, dont 55 espèces d'intérêt patrimonial, pour 73 relevés, avec de 8 (bords de fossés) à 33 espèces par relevé. Nos 49 relevés totalisant 125 espèces, dont 10 d'intérêt patrimonial, avec de 14 à 42 espèces par relevés se situent bien entre ces deux études. Il y a cohérence entre niveau d'intensité d'exploitation et richesse spécifique.

Dans un travail antérieur, PROVOST (1982) a défini différents types de marais à partir de la présence des espèces végétales. Chaque type est caractérisé par un cortège floristique au sein duquel sont signalées certaines espèces particulièrement indicatrices : hygrophiles pour le marais banal, turficoles pour le marais tourbeux… Nos types botaniques se répartissent de la façon suivante vis-à-vis de la typologie de PROVOST (TAB. I) :

- les types A, E et H se situent entre le *marais transformé* et le *marais banal*. Le type A est le plus proche du marais transformé.
- les types B, F et I comportent principalement des espèces du *marais banal* mais F et I contiennent un nombre élevé d'espèces nettement hygrophiles tandis que B en comprend un nombre moyen.
- le type C se rattache très nettement au *marais tourbeux* avec beaucoup d'espèces turficoles et plusieurs espèces du cortège des rives.
- les types D et G sont intermédiaires entre plusieurs types de marais avec des proportions assez semblables d'espèces du *marais transformé*, du *marais banal* et du *marais tourbeux,* parmi lesquelles des espèces nettement hygrophiles et des turficoles.

Les zones-test étudiées et les types botaniques mis en évidence sont bien représentatifs des marais tourbeux, ils correspondent à une large gamme de niveaux d'exploitation depuis l'absence jusqu'à une exploitation relativement intensive. Nous analysons maintenant leurs caractéristiques du point de vue des conditions stationnelles.

LES TYPES BOTANIQUES ET LES CONDITIONS STATIONNELLES

Le test du X^2 d'indépendance, calculé pour les différents tableaux de contingence est dans tous les cas significatif (TAB. IV) : il y a donc un lien entre les types botaniques et les différents paramètres. La relation, mise en

Source : MNHN

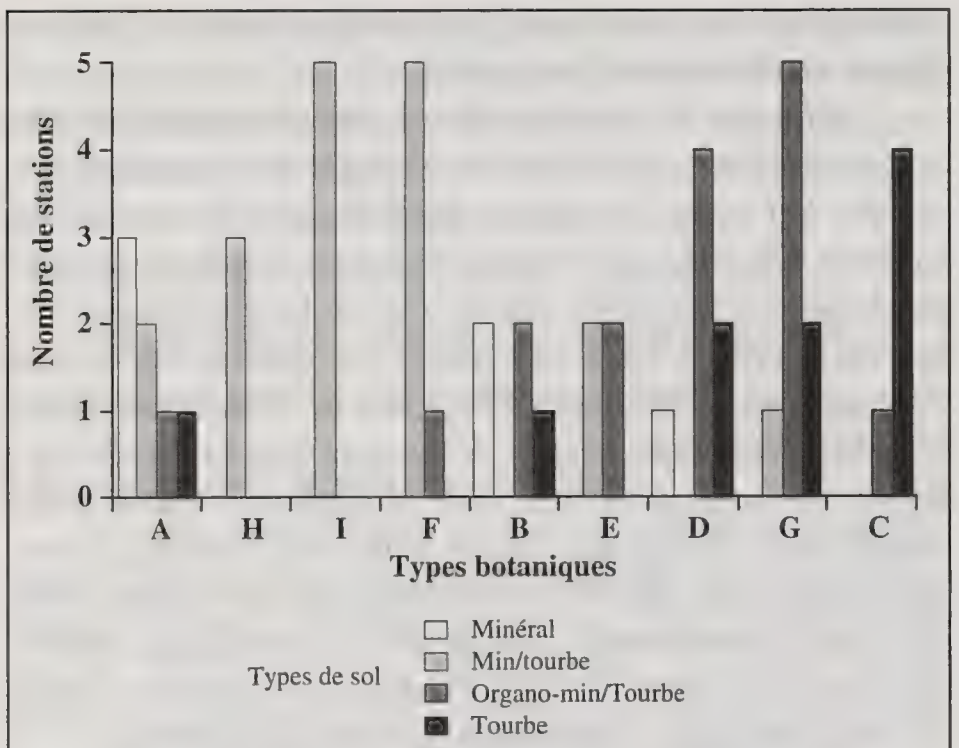


FIG. 4.– Répartition des stations dans les types botaniques en fonction des sols

Distribution of sites inside the botanical types according to soil units

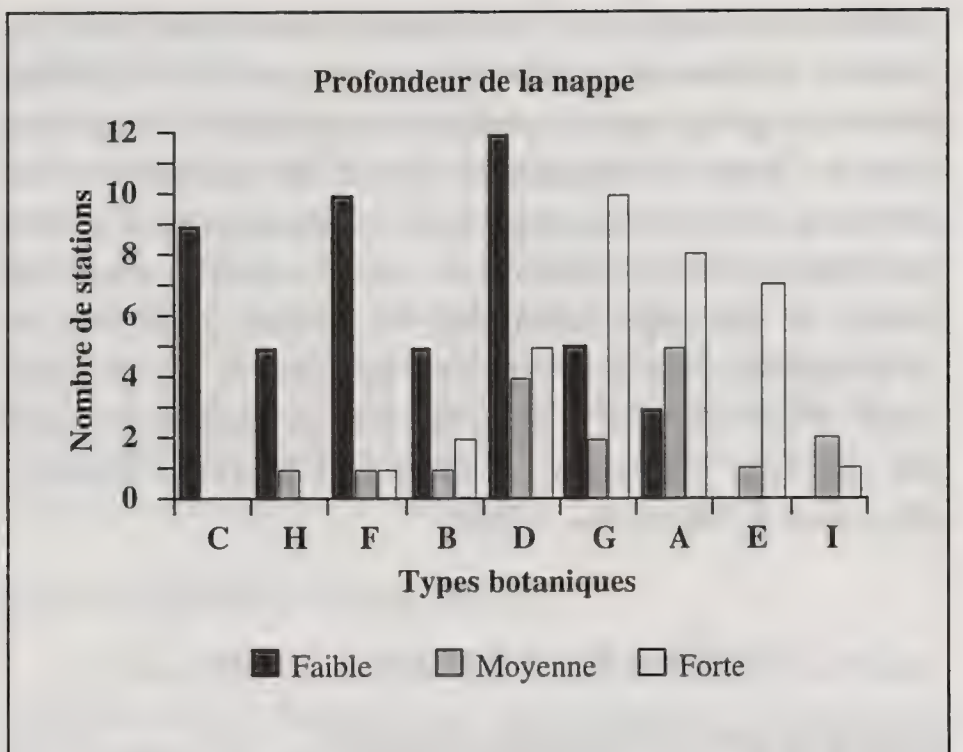


FIG. 5.– Répartition des stations dans les types botaniques en fonction de la profondeur de la nappe.

Distribution of sites inside the botanical types according to water table depth.

TABLEAU IV.– Tableaux croisés pour le test de X^2.

Matrix for the X^2 test.

TYPES BOTANIQUES/	X^2	DEGRÉ DE LIBERTÉ	PROBA
Sols	61,90	24	0,00 %
Profondeur de la nappe	47,52	16	0,01 %
Submersion et ressuyage	108,97	48	0,00 %
Pratiques et modes d'exploitation	197,47	72	0,00 %

évidence statistiquement, concerne cependant le tableau global, elle ne permet pas de démontrer une relation entre un type précis et une modalité d'un paramètre. L'analyse fréquentielle, à partir des tableaux de contingence, permet de dégager des tendances. Nous avons choisi de présenter les données sous forme d'histogrammes, en privilégiant l'entrée par les types botaniques. Pour chaque graphique les types botaniques sont ordonnés suivant un gradient relatif aux différents paramètres analysés.

Relations entre les types botaniques et les sols

Les stations correspondent à 4 types de sols, leur répartition selon les types botaniques est indiquée dans la figure 4. L'analyse de chaque type montre que seuls les types botaniques H et I correspondent strictement à un seul type de sol. Pour le type H, le sol minéral sur tourbe constaté est en accord avec la dominance de *Glyceria maxima*. Les types F, D, G et C regroupent plusieurs types de sols, mais avec la nette dominance (plus de la moitié des stations) d'un type. Le type A présente une tendance minérale (7 stations sur 9). Seuls les types botaniques B et E ne peuvent être valablement reliés à un type de sol particulier. Les types A et B sont définis par des espèces banales de sols riches auxquelles s'ajoute, pour le type B, *Glyceria fluitans*, caractéristique de la submersion. Le type E correspond à des histosols recouverts par un horizon minéral ou un horizon organo-minéral.

Suivant que les solums se sont développés sur la tourbe seule, ou sur un matériau plus ou moins minéral, les conditions édaphiques seront différentes : plus grande richesse minérale, plus grande rapidité du ressuyage dans le second cas que dans le premier. Ces facteurs conditionnent la présence des espèces végétales, mais ont aussi des conséquences sur les pratiques et modes d'exploitation qui interférent à leur tour sur la composition botanique des prairies.

Relations entre les types botaniques et la profondeur de la nappe

Les observations de mai, juillet et octobre, regroupées sur la base des 3 classes de profondeur de la nappe : faible, moyenne, forte, sont rassemblées dans la figure 5, on constate une plus ou moins grande variabilité intra-type botanique de la profondeur de la nappe en fonction des périodes.

Le type C correspond strictement à une profondeur de nappe très proche aux 3 périodes. C'est cette proximité de la nappe qui conditionne l'abondance des *Carex*. Les stations des types H, F et E ont peu de variabilité saisonnière puisque plus de 80 % des mesures correspondent à une même classe de profondeur. Il s'agit respectivement : d'une nappe plutôt proche pour F et H, ce qui explique l'abondance de *Carex* et *Juncus* dans le premier et de *Glyceria maxima* dans le second et d'une nappe plutôt profonde pour E, permettant la présence d'*Anthoxanthum odoratum* en abondance.

Source : MNHN

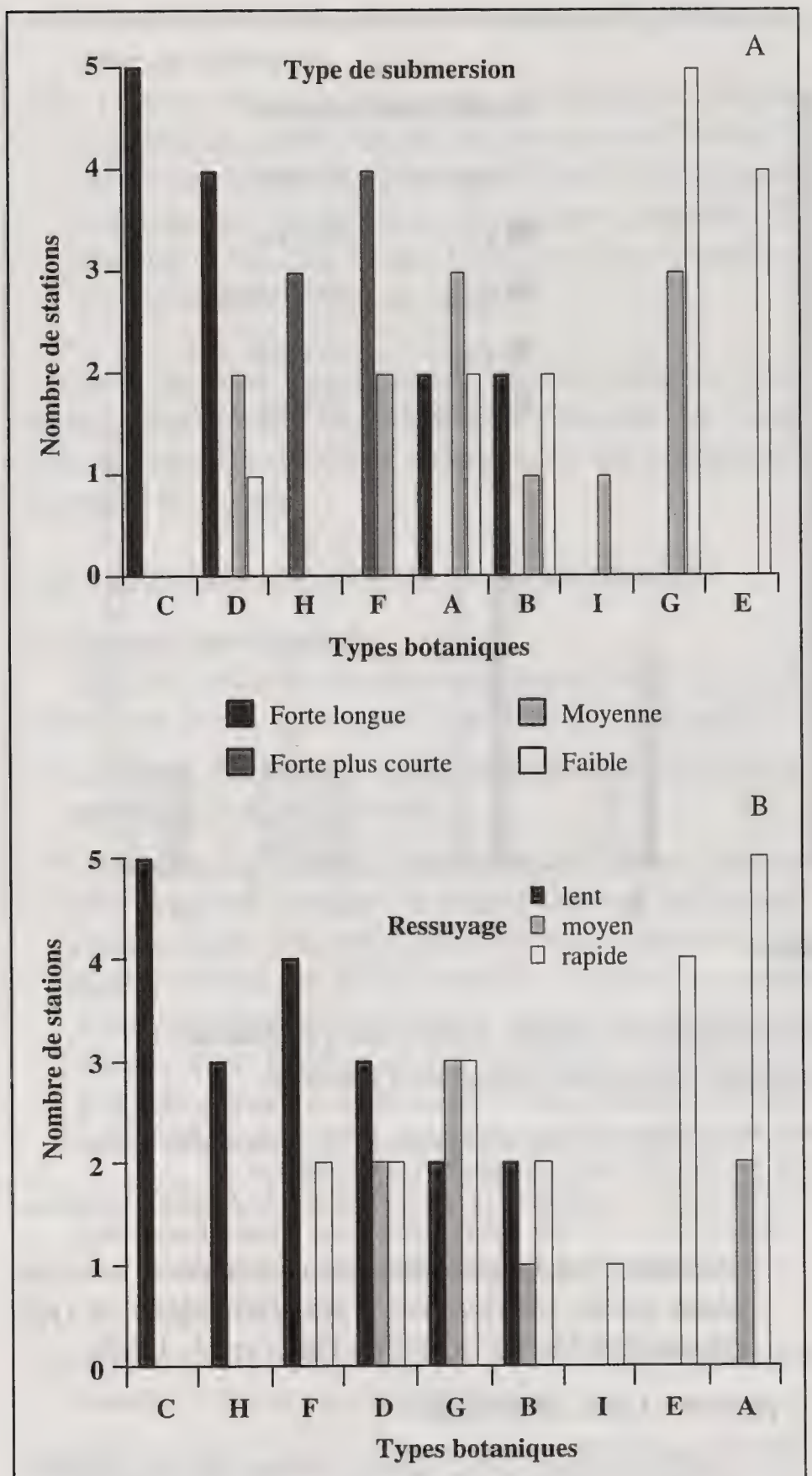


FIG. 6.– Répartition des stations dans les types botaniques en fonction du type de submersion (a) et du ressuyage (b).

Distribution of sites inside the botanical types according to submersion kind (a) and drying speed (b).

Les stations des autres types sont beaucoup plus variables : B correspond à une nappe affleurante en octobre et plutôt à des situations de nappe à profondeur faible ou moyenne aux 2 autres périodes, expliquant la forte abondance de *Glyceria fluitans*. Le type D est aussi submergé en octobre et correspond plutôt à des profondeurs de nappe faible ou moyenne aux autres périodes, cela explique le mélange de *Carex, Juncus* et *Eleocharis palustris*. Enfin les stations des types A et G sont réparties entre plusieurs catégories, quelles que soient les périodes. Cela est en cohérence pour le type A où les espèces présentes correspondent à des sols riches (influence du niveau trophique plutôt que de la profondeur de la nappe). Certaines de ces espèces se retrouvent d'ailleurs dans le type G, dans les situations mesurées de nappe profonde. Pour le type I, la profondeur de la nappe n'ayant été mesurée que pour une seule station ne sera pas discutée. On peut néanmoins constater que 2 classes de profondeur sont représentées, ce qui laisserait présumer des fluctuations de la nappe, en accord avec l'importance de *Phalaris arundinacea* (BAKKER & DE VRIES, 1988)

Relations entre les types botaniques et la submersion

La répartition des relevés au sein des types botaniques (FIG. 6) est statistiquement significative en fonction de la submersion et du ressuyage. On constate que les types C, H et E correspondent à un seul type de submersion. Il est fort, la submersion est longue pour le type C, ce qui vient s'ajouter à une nappe peu profonde et est cohérent avec l'abondance des *Carex*. Le type H soumis à une submersion forte et un ressuyage lent sur alluvions minérales est caractérisé par une forte abondance de *Glyceria maxima*. Le type E est soumis à une faible contrainte : submersion faible et ressuyage rapide, ceci est cohérent avec sa caractérisation par des espèces végétales correspondant plutôt à des milieux non submergés.

Les autres types : A, B, D, F, G, rassemblent des stations soumises à divers types de submersion et ressuyage. Le type A, caractérisé par des espèces prairiales de sols riches, mais plus ou moins sensibles à la submersion (ELLENBERG, 1979) correspond à des submersions plus ou moins fortes mais à un ressuyage plutôt rapide, tandis que le type B, qui contient les mêmes espèces plus *Glyceria fluitans,* correspond à des submersions plus ou moins fortes mais aux ressuyages plus lents. Pour les autres types botaniques les données dont nous disposons ne nous permettent pas d'établir une hiérarchie entre les facteurs écologiques. Les résultats signifient que, soit les espèces abondantes qui ont servi à définir les types botaniques sont à large amplitude vis à vis de la submersion et du ressuyage, soit ces facteurs ne sont pas déterminants dans la composition botanique. Dans ce cas les contraintes pour les espèces végétales proviendraient plutôt de la nature des sols et des modes d'exploitation.

Relations entre les types botaniques et les pratiques et modes d'exploitation

La figure 7 illustre la répartition des stations dans les types botaniques selon les types de pratiques et les modes d'exploitation pour 1993, ordonnés par niveau d'intensification croissant. Certains types regroupent une seule pratique ou une pratique dominante (plus de la moitié des stations correspondantes) d'autres regroupent divers types de pratiques.

Source : MNHN

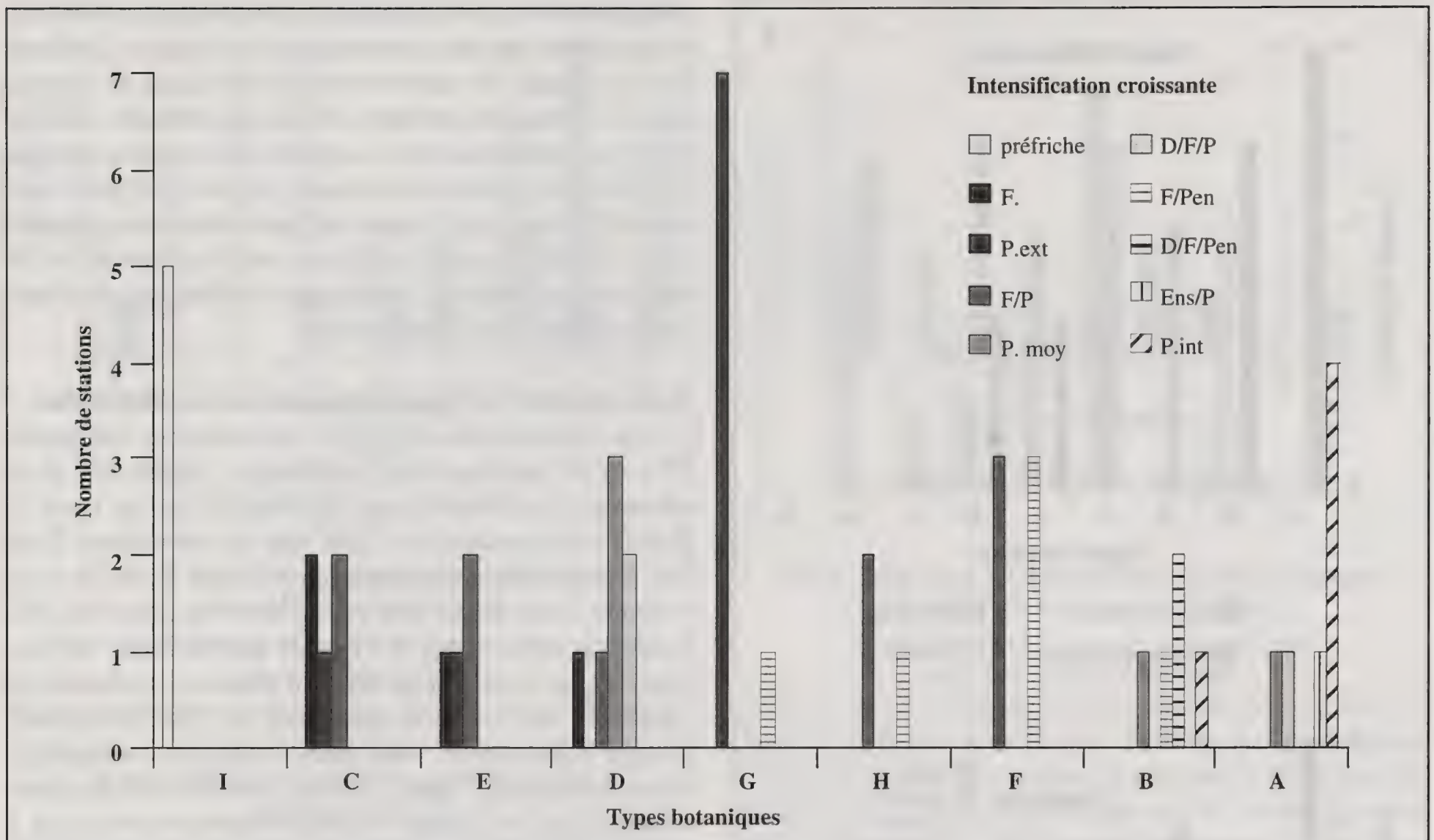


FIG. 7.– Répartition des stations dans les types botaniques en fonction des pratiques et des modes d'exploitation.

Distribution of sites inside the botanical types according to agricultural management practices.

Légende détaillée : F : fauche seule, P.ext : pâture extensive, F/P : fauche/pâture, P.moy : pâture moyennement intensive, D/F/P : déprimage/fauche/pâture, F/Pen : fauche/pâture avec engrais, D/F/Pen : déprimage/fauche/pâture avec engrais, Ens/P : ensilage/pâture, P.int : pâture intensive.

* un seul mode ou un mode d'utilisation dominant :

I : Absence d'exploitation par l'homme, dominance de certaines espèces sociales (*Filipendula ulmaria, Phalaris arundinacea*) ne supportant pas le pâturage ni la fauche (PROVOST, 1982 ; CLÉMENT, 1986 ; DUPONT, 1986 ; MAGNANON, 1991).

F : fauche suivie de pâturage avec ou sans engrais pour ces stations de sol minéral sur tourbe où dominent *Carex* et *Juncus*.

H : Fauche suivie de pâture avec ou sans engrais, les espèces dominantes de ce groupe acceptent aussi bien le régime de la fauche et de la pâture, l'abondance de *Glyceria maxima* est liée, par contre, à la submersion, à la faible profondeur de la nappe et au sol minéral sur tourbe (PROVOST, 1982 ; CLÉMENT, 1986).

G : la pâture extensive est caractéristique de ce type botanique.

A : pâture intensive, ou ensilage (déprimage plus fauche) suivi de pâture. Il s'agit dans tous les cas de modes d'exploitation intensifs avec une forte pression de pâturage. Cela s'accorde bien avec les espèces prairiales de sols riches, à forte capacité compétitive et résistant bien au pâturage qui caractérisent ce type, ainsi qu'au sol minéral majoritaire dans ce type (BAKKER & DE VRIES, 1988 ; HILLS *et al.*, 1994).

* plusieurs types de pratiques

E : prédominance de la fauche (suivie ou non de pâturage) avec une dominance d'*Anthoxanthum odoratum*. Dans les stations pâturées à l'automne, dominance de *Juncus effusus* favorisé par le surpâturage en conditions humides (LAZENBY, 1955 ; CLÉMENT ; 1986).

C : la fauche tardive est plutôt le caractère commun pour ce type botanique sur sols tourbeux où la nappe est toujours très proche de la surface, elle peut éventuellement être suivie d'un pâturage. Le cas de pâturage extensif est l'exemple d'un choix de l'exploitant non justifiée par les conditions stationnelles.

D : le niveau faible à moyen d'intensification est ici le caractère commun puisque les contraintes dues à la profondeur de la nappe et à la durée de la submersion, par leur variabilité même, entraînent des pratiques variables. Clément (1986) note en Bretagne le maintien des groupements à *Eleocharis palustris* et

Source : MNHN

Œnanthe fistulosa grâce à des pratiques (fauche ou pâturage) extensifs.

B : l'aspect commun aux modes d'exploitation rencontrés dans ce type botanique est leur niveau d'intensification assez fort, qui, plus que la fauche ou la pâture conditionne l'abondance des espèces prairiales de milieux riches, tandis que la submersion conditionne l'importance de *Glyceria fluitans*.

La diversité spatiale et temporelle des pratiques et des modes d'exploitation vient donc se surimposer aux conditions écologiques dans leur influence sur les prairies permanentes de marais.

LES TYPES BOTANIQUES ET LA BIODIVERSITÉ

La richesse patrimoniale

Elle est analysée en fonction des espèces patrimoniales dont la liste et le statut figurent dans le tableau II.

- Le type I, dominé par *Filipendula ulmaria,* ne contient aucune espèce patrimoniale.
- Les types A, H, et E, contiennent très peu d'espèces patrimoniales. Le type A ne contient qu'une espèce patrimoniale *Œnanthe fistulosa* qui n'apparaît que dans 2 relevés sur les 21 réalisés. Le type H contient *Œnanthe fistulosa* et *Senecio aquaticus* apparaissant chacune dans 1 relevé sur les 15 réalisés. Enfin le type E contient *Senecio aquaticus* et *Thalictrum flavum* présentes chacune dans 3 relevés sur les 12 réalisés.
- Les types B et F comportent 3 espèces patrimoniales (présentes dans 1 ou 2 relevés sur les 14 et 18 réalisés), sauf *Senecio aquaticus* (présente dans 8 relevés sur les 18 du type F).
- Le type G possède 4 espèces patrimoniales présentes dans 1 à 3 relevés sur les 24 réalisés.
- Dans le type C on trouve 6 espèces patrimoniales dont *Thalictrum flavum* constant dans tous les relevés avec un recouvrement de 5 à 7 %.
- Le type D contient le plus d'espèces patrimoniales dont *Œnanthe fistulosa* et *Triglochin palustre* constantes dans tous les relevés.

On constate un effet des modes d'exploitation des prairies sur leur richesse patrimoniale. Les types botaniques qui présentent le plus d'espèces patrimoniales de façon la plus constante sont les types D et C caractérisés respectivement par des pratiques à niveau d'intensification faible à moyen pour D et la fauche tardive pour C.

Il faut souligner que si une trop forte pression d'exploitation par l'homme conduit à des groupements sans intérêt patrimonial (par exemple le type A), l'envahissement des prairies par des espèces sociales à forte capacité compétitive (LEMÉE, 1978) comme *Filipendula ulmaria, Molinia coerulea, Phragmites australis, Phalaris arundinacea* etc., (PROVOST, 1982 ; DUPONT, 1986 ; MAGNANON, 1991) conduit aussi à un appauvrissement de la richesse patrimoniale. L'accumulation de litière ainsi que l'envahissement par des espèces de grande taille conduit aussi à la diminution de la richesse spécifique (BAKKER, 1987 ; BAKKER & DE VRIES, 1988 ; WELLS, 1980 ; SCHREIBER & SCHEIFER, 1985 ; PERSSON, 1984 ; WILLEMS, 1983). Cette richesse nécessite, pour se maintenir, une exploitation par fauche ou pâture dont les modalités restent à préciser. D'après les résultats précédents, dans les marais du Cotentin ce seront plutôt les prairies de milieux tourbeux, modérément exploitées, qui présenteront la plus grande richesse patrimoniale. Il faut par ailleurs dissocier richesse spécifique et richesse patrimoniale qui ne vont pas forcément de pair, en effet le type C qui contient 6 espèces patrimoniales a une richesse spécifique moyenne proche de celle du type A qui n'en contient qu'une. Dans la suite de cet exposé nous ne discuterons que la richesse spécifique.

Analyse de la diversité spécifique des types botaniques

L'utilisation de la phytosociologie pour l'évaluation biologique des milieux a été développée et appliquée par différents auteurs (GÉHU & GÉHU-FRANCK, 1980, MAUBERT, 1987, TANGHE, 1987...) mais elle ne prend en compte le plus souvent que la richesse spécifique comme seul paramètre d'évaluation de la biodiversité. Les types botaniques présentés dans ce travail sont établis sur un nombre limité d'espèces, ils sont donc différents des unités phytosociologiques classiques établies sur la présence-absence de toutes les espèces. La prise en compte, sur le relevé exhaustif, du recouvrement permet de calculer la richesse spécifique ainsi que les indices de Shannon et d'équitabilité.

Le tableau V donne la moyenne, le minimum et le maximum de la richesse et des indices de Shannon et d'équitabilité pour l'ensemble des stations, tandis que les figures 8, 9 et 10 illustrent les valeurs moyennes aux 3 périodes d'observation pour les types botaniques. On constate une assez grande amplitude dans les valeurs avec des différences notables pour certains types entre les périodes d'observation. Cela montre l'influence du développement des espèces, donc de la période d'observation, sur les évaluations de la diversité. On ne constate pas de station à diversité systématiquement plus faible ou plus forte que les autres à toutes les périodes, par contre le type H a la richesse spécifique la plus faible aux 3 périodes, mais ce n'est pas le cas pour les indices de Shannon et d'équitabilité. Ces variations des valeurs en fonction des périodes justifient pleinement l'étude sur plusieurs dates et non à une seule.

La plus ou moins grande précocité et permanence des espèces, ainsi que les phénomènes de compétition interspécifiques peuvent expliquer certaines des variations

Source : MNHN

TABLEAU V.– Richesse spécifique, indices de Shannon et équitabilité pour l'ensemble des stations.
Specific richness, Shannon and evenness indices for the whole stations.

POUR TOUTES LES STATIONS										TOTAL ESPECES
	Richesse			Shannon			Équitabilité			
	mai	juill.	oct.	mai	juill.	oct.	mai	juill.	oct.	
Moyenne	23	28,1	24,8	3,36	3,41	3,23	0,74	0,71	0,7	125
minimum	15	14	14	1,47	1,89	2,1	0,37	0,45	0,52	
maximum	33	42	33	4,36	4,28	4,11	0,91	0,83	0,83	
écart-type	4,78	6,4	5,25	0,52	0,51	0,6	0,09	0,07	0,1	

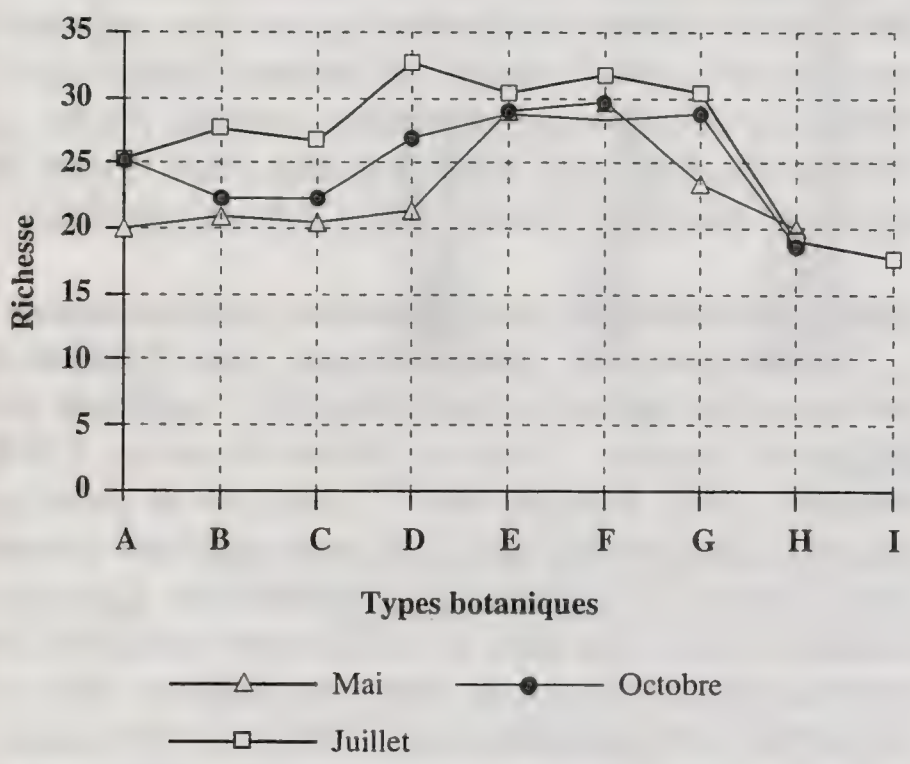


FIG. 8.– Richesse spécifique moyenne des types botaniques aux 3 périodes.
Mean specific richness of the botanical types at the 3 periods.

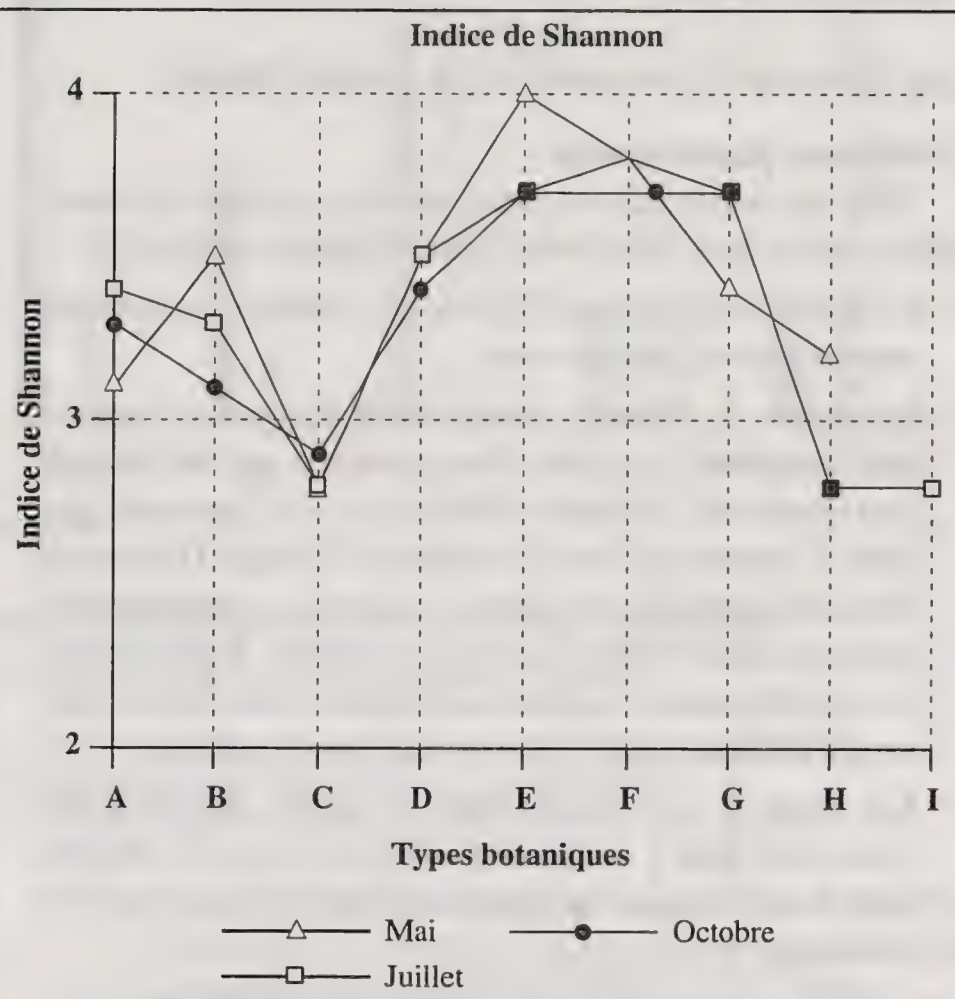


FIG. 9.– Indice de Shannon moyen des types botaniques aux 3 périodes.
Mean Shannon index of the botanical types at the 3 periods.

temporelles de la diversité végétale. Dans les zones très tourbeuses le démarrage est plus tardif que dans des zones bien drainées (MAGNANON, 1991), c'est donc en juillet que l'on peut trouver le maximum d'espèces (FIG. 8). Par contre les compétitions spatiales entre espèces sont plus faibles en mai où il y a encore de nombreuses parcelles avec du sol nu, cela se traduit par une équitabilité plus forte qu'aux autres périodes (FIG. 10).

L'analyse des types botaniques vis à vis des critères de diversité se situe à deux niveaux. Elle porte, d'une part sur la dispersion des valeurs des différents critères au sein de chaque type : étude des variations autour de la moyenne (amplitude et coefficient de variation), et d'autre part sur la différenciation des types par ces critères : test de comparaison de moyenne (test de Student bilatéral) permettant d'identifier les types significativement différents (au seuil de 10 %) (TAB. VI). Les résultats sont les suivants :

*** Richesse spécifique**

L'amplitude moyenne des types est de 10,5 espèces pour une richesse moyenne de 25 (toutes dates confondues). La richesse est la plus élevée en juillet, cela se traduit par une amplitude plus forte au sein de tous les types à cette date. L'analyse de la cohérence interne et des différences entre types conduit à distinguer 4 groupes.

1) Les types A, B, C et H ont une richesse variant de 20 à 26 espèces en moyenne. Ces types non significative-

Source : MNHN

TABLEAU VI.– Test de Student bilatéral au seuil de 10 % sur les critères de biodiversité aux 3 périodes
Comparaison multiple de moyennes réalisé à partir du module d'analyse de variance du logiciel Statgraphics plus.

Student's bilateral test on diversity criteria.

RICHESSE EN MAI 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
I*	1	17		
H	3	20	7	X X
A	7	20,1	2,91	X
C	5	20,4	3,21	X X
B	4	20,8	3,86	X X
D	7	21,4	3,41	X X
G	8	23,5	2,62	X
E	4	29	2	X
F	6	29,7	2,66	X

* 1 seule station

RICHESSE EN JUILLET 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
I	5	17,6	4,5	X
H	3	19	5,6	X X
B	5	25	5,7	X X
A	7	25,4	5,1	X
C	5	26,6	4,3	X X
E	4	30,2	3,8	X X X
G	8	30,4	4,9	X X
F	6	31,7	5,0	X X
D	7	32,6	7,5	X

RICHESSE EN OCTOBRE 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
H	3	18,7	5	X
I*	1	21		
C	4	22,2	4,9	X X
B	4	22,2	5,1	X X
A	7	25,3	4,6	X X X
D	7	26,9	4,3	X X
F	6	28,3	3,1	X X
G	8	28,7	3,5	X
E	4	28,7	3,3	X X

INDICE DE SHANNON EN MAI 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
I*	1	1,5		
C	5	2,8	0,4	X
A	7	3,2	0,3	X X
H	3	3,2	0,5	X X
G	8	3,4	0,3	X
D	7	3,4	0,2	X
B	4	3,5	0,4	X X
F	6	3,8	0,4	X X
E	4	4	0,4	X

INDICE DE SHANNON EN JUILLET 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
I	5	2,8	0,1	X
C	5	2,8	0,6	X
H	3	2,8	0,4	X
B	5	3,2	0,5	X X
A	7	3,4	0,2	X X
D	7	3,5	0,6	X X
G	8	3,7	0,3	X
E	4	3,7	0,3	X
F	6	3,8	0,5	X

INDICE DE SHANNON EN OCTOBRE 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
H	3	2,8	0,4	X
C	4	2,9	0,7	X
B	4	3,1	0,3	X X
I*	1	3,2		
A	7	3,3	0,5	X X X
D	7	3,4	0,7	X X
G	8	3,6	0,5	X
F	6	3,7	0,3	X
E	4	3,7	0,5	X

ÉQUITABILITÉ EN MAI 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
I*	1	0,37		
C	5	0,65	0,08	X
A	7	0,73	0,02	X
H	3	0,74	0,04	X X
G	8	0,75	0,05	X X
F	6	0,77	0,06	X X X
D	7	0,78	0,07	X X X
B	4	0,79	0,06	X X
E	4	0,81	0,07	X

ÉQUITABILITÉ EN JUILLET 1993

types bota.	nombre stations	moyenne	écart type	Groupes homogènes
C	5	0,59	0,09	X
H	3	0,67	0,05	X
I	5	0,68	0,04	X
B	5	0,70	0,05	X X
D	7	0,70	0,03	X X
A	7	0,73	0,04	X X X
F	6	0,75	0,08	X X
G	8	0,76	0,05	X
E	4	0,76	0,07	X X

Source : MNHN

TABLEAU VI.– Test de Student bilatéral au seuil de 10 % sur les critères de biodiversité aux 3 périodes
Comparaison multiple de moyennes réalisé à partir du module d'analyse de variance du logiciel Statgraphics plus.

Student's bilateral test on diversity criteria.

ÉQUITABILITÉ EN OCTOBRE 1993				
types bota.	**nombre stations**	**moyenne**	**écart type**	**Groupes homogènes**
C	4	0,63	0,17	X
H	3	0,67	0,04	X X
B	4	0,69	0,04	X X
A	7	0,71	0,07	X X
D	7	0,72	0,11	X
I*	1	0,73		
G	8	0,76	0,05	X
F	6	0,76	0,05	X
E	4	0,77	0,07	X
* 1 seule station				

ment différents ont une amplitude moyenne (de 10 à 11 espèces).

2) Les types E et F se caractérisent par une richesse moyenne élevée (de 28 à 31 espèces), une amplitude assez faible (inférieure à 10). Le type E a un écart-type particulièrement faible à toutes les périodes. Ces 2 types sont significativement différents de tous les autres en mai.

3) Les types D et G, non significativement différents aux 3 périodes, se caractérisent par de fortes variations de la richesse selon les périodes : de 21 à 23 espèces en mai, de 30 à 32 espèces en juillet, de 27 à 28 en octobre. La très forte amplitude en juillet pour D : 21 espèces, semble liée à l'application de pratiques agricoles différentes au sein de ce type botanique.

4) Le type I est significativement différent de tous les autres types en juillet, à l'exception de H, ces 2 types présentant la richesse la plus faible.

*** Indice de Shannon et équitabilité**

Les écarts-type de l'équitabilité sont plus faibles que ceux de l'indice de Shannon. Les variations de ces deux indices au sein de chaque type sont dans l'ensemble plutôt faibles. Le test de comparaison des moyennes conduit à différencier 3 groupes :

1) Les types A et B avec des indices de Shannon compris entre 3 et 3,5 et d'équitabilité entre 0,69 et 0,79.

2) Les types C, H et I avec des indices de Shannon (de 2,8 à 3,2) et d'équitabilité (de 0,37 à 0,74) plus faibles car ces types comprennent des espèces à fort recouvrement : *Carex panicea* (type C), *Glyceria maxima* (type H), *Filipendula ulmaria, Juncus acutiflorus, Phalaris arundinacea* (type I). Le type H est intermédiaire entre ce groupe et le précédent.

3) Les types D, E, F et G avec des indices de Shannon et d'équitabilité plus élevés, compris respectivement entre 3,4 et 4 et 0,70 et 0,81.

Les regroupements de types obtenus pour les indices de diversité sont différents de ceux réalisés avec la richesse spécifique, ces critères sont complémentaires. Il existe des différences significatives entre certains types botaniques sur les critères de biodiversité. On peut donc envisager d'utiliser les types botaniques pour distinguer 5 grandes catégories :

Groupe 1 (types A et B).– Richesse spécifique moyenne, indice de Shannon moyen, équitabilité moyenne, liés à des modes d'exploitation intensifs. Les espèces rudérales compétitives (ALARD *et al.*, 1994) (stratégie C-R de GRIME, 1979) telles que *Poa pratensis, Agrostis stolonifera, Ranunculus repens* sont favorisées dans le type A qui présente les plus faibles contraintes de milieu. Il est vraisemblable que l'arrêt de la fertilisation et le remplacement du pâturage par de la fauche sans apport d'engrais, conduisant à une disparition de la matière sèche sur pied, ce qui augmente l'espace et la lumière disponibles, tout en créant des conditions plus oligotrophes, puisse favoriser une plus grande diversité spécifique de ce

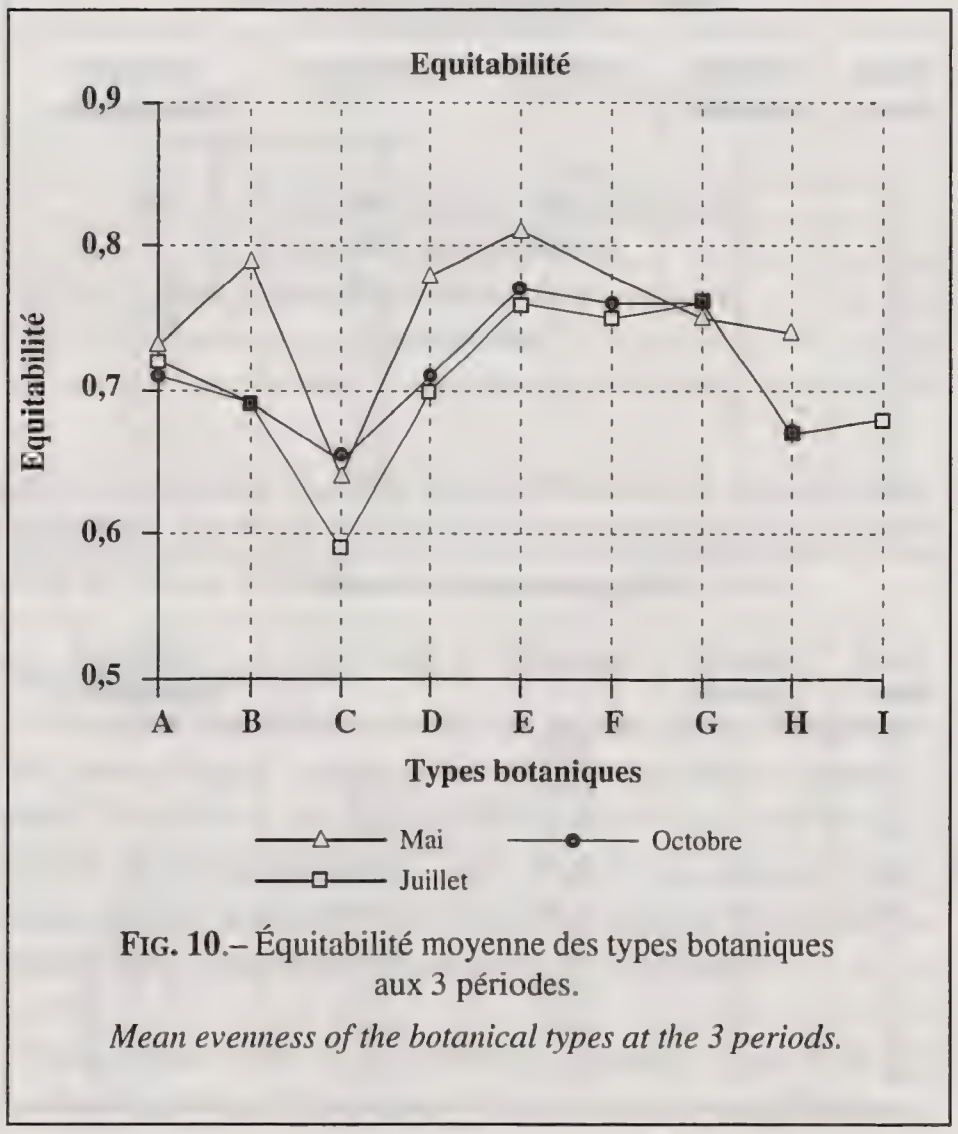


FIG. 10.– Équitabilité moyenne des types botaniques aux 3 périodes.

Mean evenness of the botanical types at the 3 periods.

Source : MNHN

type (BAKKER, 1987), à condition néanmoins que la première fauche ait lieu avant la production de graines par *Holcus lanatus*. On risque sinon d'avoir une dominance de cette graminée (BAKKER & DE VRIES, 1985). Le type B se distingue par la proximité de la nappe en mai et octobre, conduisant à la dominance de *Glyceria fluitans*.

Groupe 2 (types C et H).– Richesse spécifique moyenne, indice de Shannon faible, équitabilité faible. Ces caractéristiques sont dues, pour le type C à la dominance des *Carex* et pour le type H à celle de *Glyceria maxima*.

Groupe 3 (types D et G).– Richesse spécifique très variable selon les périodes, indice de Shannon moyen, équitabilité moyenne à forte. Ces caractères sont liés aux conditions de submersion hivernale forte et longue et un retour rapide de la submersion en automne pour le type D ainsi qu'à une variabilité des profondeurs de la nappe pour le type G.

Groupe 4 (types E et F).– Richesse spécifique élevée, indice de Shannon élevé, équitabilité élevée. Ces caractéristiques semblent dues à des raisons différentes selon les types : des pratiques peu intensives pour le type E, faible profondeur de la nappe, submersion forte et courte, ressuyage plutôt lent pour F. L'abandon ou une plus faible exploitation de ces deux types pourrait conduire à un envahissement par *Filipendula ulmaria* déjà présente.

Groupe 5 (type I).– Richesse spécifique faible, indice de Shannon faible, équitabilité faible à moyenne liés à l'abandon de toute exploitation.

Les valeurs de diversité obtenues par d'autres auteurs pour des prairies permanentes en zones alluviales ou dans d'autres milieux montrent parfois une plus grande richesse mais des indices de Shannon équivalents aux nôtres (TAB. VII) avec une influence de l'intensité des modes d'exploitation sur ces critères, une exploitation peu intensive conduisant aux valeurs les plus élevées.

Il serait cependant erroné de juger de l'intérêt biologique et patrimonial de communautés au vu des seules valeurs de richesse spécifique et des indices de diversité. Par ailleurs les milieux exploités de façon peu intensive n'ont pas forcément la diversité la plus intéressante. Ainsi, les types E et C font l'objet de pratiques peu intensives, mais E a des critères de diversité spécifique élevés et une richesse patrimoniale faible, tandis que le type C présente des critères de diversité spécifique faibles et un fort intérêt patrimonial. C'est la combinaison de l'effet des contraintes édaphiques (*stress-tolerant species* GRIME, 1979) et de l'intensité des pratiques agricoles qui conduit aux richesses patrimoniales élevées (types C et D). Une variation de l'intensité des pratiques agricoles n'introduira pas des espèces patrimoniales dans des milieux qui ne leur sont pas favorables. Cela veut dire que les conseils concernant l'utilisation agricole des prairies en vue d'une plus grande diversité sont à raisonner au cas par cas et pour des conditions édaphiques semblables.

CONCLUSION

Dans ce travail nous avons montré que les types botaniques caractérisés par une combinaison d'espèces à fort recouvrement correspondent à des conditions écologiques ainsi qu'à des biodiversités différentes. Cette approche ne dispense pas, au contraire, de relevés précis pour répertorier les zones d'intérêt biologique ; en effet ces relevés sont indispensables pour connaître la nature des espèces présentes. Par contre l'utilisation des types botaniques, sous forme d'un référentiel avec clé de détermination, permettrait de mieux diriger la recherche de la localisation de ces zones d'intérêt biologique principalement pour les prairies exploitées qui ne font pas l'objet d'inventaires systématiques. Elle permettrait aussi au Parc Naturel Régional, par le biais des données de télédétection sur lesquels les physionomies liées aux types botaniques sont repérables, de suivre l'évolution et l'éventuelle dégradation de zones à forte diversité ou riches en espèces patrimoniales.

Par ailleurs la conservation, voire la création de milieux à forte diversité spécifique, suppose une gestion par fauche ou pâture extensive des prairies de marais qui ne peut être réalisée actuellement que par des agriculteurs. Or une enquête (BONNIEUX *et al.*, 1995), réalisée auprès d'agriculteurs exploitant des terres dans les marais, montre qu'un tiers seulement d'entre eux sont susceptibles d'accepter une certaine diminution de l'intensification, tandis qu'une réticence apparaît face aux contrats environnementaux, compte tenu de la date de fauche considérée

TABLEAU VII.– Valeurs de richesse et indice de Shannon citées en bibliographie pour différentes prairies permanentes.
Richness and Shannon index values quoted for different grasslands

Types de prairies, région	Richesse- indice de Shannon	Références Auteurs
sur calcaire, Normandie	30-55 1,8-2,8	ALARD *et al.*, 1994
alluviales, Lorraine	2,2-4,8	Plantureux communication personnelle
prairies de fauche, Alpes	19-44 2,9-3,4	FLEURY *et al.*, 1994

Source : MNHN

comme trop tardive. On ne peut pas non plus préconiser la fauche sans engrais partout, car cela conduirait à une perte de diversité, et d'habitats favorables à l'avifaune que l'on souhaite par ailleurs protéger. L'emploi systématique de cette pratique créerait une grande monotonie dans les paysages qui perdraient ainsi de leur esthétique. Le cas des marais communaux pose des problèmes particuliers, difficiles à résoudre, compte tenu de leur faible valeur agronomique, des risques sanitaires encourus et des difficultés de surveillance des animaux.

Enfin l'entretien de la diversité spécifique au niveau stationnel n'a de sens que si les habitats favorables ne sont pas trop éloignés ni de trop petite taille de façon à constituer une métapopulation ce qui suppose le maintient de pratiques diverses, spatialement réparties. Les types botaniques, cartographiés à partir d'images satellitaires pour l'ensemble des marais, permettent d'évaluer et suivre ces répartitions spatiales (ORTH, 1996). Cela montre l'intérêt de notre typologie, la nécessité de la confronter aux conditions stationnelles et d'en discuter les caractéristiques en terme de biodiversité.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont pu être réalisés grâce à une bourse de thèse IBM-France et à un financement du PNTS et grâce à la collaboration du PNR des marais du Cotentin et du Bessin. Les auteurs remercient Madame A. LAPLACE-DOLONDE et Monsieur M. PROVOST pour leurs judicieux conseils, ainsi que les 2 lecteurs anonymes pour leurs remarques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

AGEZ, D. & MORVILLIERS, B., 1985.– *Les zones humides de Marchésieux, Rémilly sur Lozon et Tribehou. Étude pédologique, hydrologique et problématique d'aménagement.* CREGEPE, mémoire de maîtrise + cartes géopédologiques au 1/25 000e. Caen : 152 p.

ALARD, D., BANCE, J.F. & FRILEUX, P.N., 1994.– Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape : consequences for biodiversity and wildlife conservation in central Normandy. *Journal of Environmental Management.* 42 : 91-109.

BAKKER, J.P., 1987.– Restoration of species-rich grassland after a period of fertilizer application. In *Disturbance in grasslands.* VAN ANDEL, J., BAKKER, J.P. & SNAYDON, R.W. (Eds). Junk Dordrecht : 185-200.

BAKKER, J.P. & De VRIES, Y., 1988.– Effects of different haymaking regimes in a lower course valley grassland in the Netherlands. In Colloques phytosociologiques XVIe *Phytosociologie et pastoralisme.* Paris : 343-354.

BARBAULT, R., 1992.– *Écologie des peuplements : Structure, dynamique et évolution.* Éditions Masson, Paris : 273 p.

BENOIT, M., GIRARD, C.M. & de VAUBERNIER, E., 1988.– Comparaison du comportement spectral de prairies permanentes en Lorraine avec leur type d'utilisation. *Agronomie.* 8 : 265-272.

BONNIEUX, F., FOUET, J.P., GUERRIER, C. & RIMBERT, J., 1995.– *Les exploitations agricoles des marais du Cotentin et du Bessin.* PNR des Marais du Cotentin et du Bessin, INRA Rennes, FB110595. 43 p + annexes.

ter BRAAK, C.J.F., 1986.– Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology,* 67 : 1167-1179.

CLEMENT, B., 1986.– *Typologie des zones humides de Bretagne, recherche de bio-indicateurs.* Université Rennes I, SRETIE. 129 : p + annexes.

Commissariat Général du Plan 1994.– *Évaluation des politiques publiques en matière de zones humides.* Documentation française. Paris : 391 p.

DAGET, Ph. & POISSONET, J., 1971.– Une méthode d'analyse phytologique des prairies ; Critères d'application. *Annales Agronomiques,* 22 : 5-41.

DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., LAMBINON, J. & VANDEN BERGHEN, C., 1978.– *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines.* Patrimoine du Jardin Botanique National de Belgique (Ed.). Meise : 899 p.

DUPONT, P., 1962.– *Flore atlantique européenne. Introduction à l'étude du secteur ibéro-atlantique.* Toulouse. Faculté des Sciences : 414 p.

DUPONT, P., 1986.– La valeur fourragère des espèces spontanées et la gestion des zones humides estuariennes et arrière littorales du centre ouest de la France. In *Rencontres Internationales de Toulouse Agriculture-Environnement.* F.F.S.P.N. : 346-363.

ELLENBERG, H., 1979.– Indicator values of vascular plants in Central Europe. *Scripta Geobot.,* 9 : 1-122.

EZCURRA, E. & MONTANA, C., 1984.– On the measurement of association between plant species and environmental variables. *Acta Œcologica, Œcologica Generalis.* 5 : 21-33.

FLAGEOLLET, J.C. & LAPLACE-DOLONDE, A., 1982.– *Cartographie et connaissance du comportement hydrologique des sols des marais de Carquebut, Blosville, Liesville, Houesville.* Rapport et carte pédologique au 1/10 000e. CREGEPE. Sept.

FLEURY, P., FLEURY, Ph. & JEANNIN, B., 1994.– Fertilisation organique et propriétés environnementales et agronomiques des prairies de fauche. *Fourrages,* 139 : 355-366.

FOLK, L., 1951.– A comparison chart for visual percentage estimation. *Journal of sedimentary petrology,* 21 : 32-33.

GEHU, J.-M. & GEHU-FRANCK, J., 1980.– Essai d'objectivisation de l'évaluation biologique des milieux naturels. exemples littoraux. *Séminaire de Phytosociologie appliquée. Indices biocénotiques.* Metz : 75-94.

GILIBERT, J. & VIVIER, M., 1993.– *Les prairies marécageuses du Cotentin. Végétation-Utilisation.* INRA-SAD, PNR des Marais du Cotentin et du Bessin : 93 p.

GIRARD, C.M., 1987.– Caractérisation des prairies permanentes par leur physionomie saisonnière et leur comportement spectral : application à l'évaluation de la biomasse. *Acta Œcologica, Œcologia Plantarum,* 8 : 345-356.

GIRARD, C. M., BENOIT, M., de VAUBERNIER, E. & CURRAN, P.J., 1990.– SPOT HRV data to discriminate grassland quality. *International Journal of Remote Sensing,* XI : 2253-2267.

GIRARD, M.C. & KING, D., 1988.– Un algorithme interactif pour la classification des horizons de la couverture pédologique. *Science du Sol,* 26 : 81-102.

GRIME, J.P. 1979.– *Plant strategies and vegetation processes.* Wiley Ed.

HILLS, J.M., MURPHY, K.J., PULFORD, I.D. & FLOWERRS, T.H., 1994.– A method for classifying European riverine

Source : MNHN

wetland ecosystems using functional vegetation groups ; *Functional Ecology.* 8 : 242-252.

LAISSUS, R., 1984.– Comment faire le diagnostic des prairies permanentes à ressemer ? *Fourrages*, 98 : 127-136.

LAZENBY, A., 1955.– Germination and establishment of *Juncus effusus*. I. The effect of different companion species and of variation in soil and fertility. *Journal of Ecology,* 43 : 103-119.

LEMEE, G., 1978.– *Précis d'écologie végétale.* Masson Ed. Paris

MAGNANON, S., 1991.– *Conribution à l'étude des prairies naturelles inondables des marais de Donges et de l'estuaire de la Loire : Phytoécologie, phytosociologie, valeur agronomique.* Thèse Université de Nantes, 255 p + annexes.

MAUBERT, P., 1987.– Un exemple d'application de la phytosociologie à la définition d'une gestion conservatoire de milieux prairiaux en Brenne : la réserve naturelle de Chérine (Indre). Coll. phytosociologiques : *Phytosociologie et conservation de la nature.* Strasbourg : 391-415.

MINCHIN, P., 1987.– An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio,* 69 : 89-107.

ORTH, D., 1996.– *Typologies et caractérisation des prairies permanentes des marais du Cotentin, en vue de leur cartographie, pour une aide à leur gestion.* Thèse Doctorat INAPG. 149 p + annexes.

PERSSON, S., 1984.– Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden. *Vegetatio,* 55 : 65-92.

POISSON, B., 1985.– *Les marais de l'isthme du Cotentin : l'étude des problèmes d'hydrologie et d'hydrodynamisme dans le marais intercommunal des Mottes.* CREGEPE, mémoire de maîtrise, Caen, 84 p.

PROVOST, M., 1982.– *Étude des marais de l'isthme du Cotentin : Flore et végétation.* CREPAN/DRAE Basse Normandie.

PROVOST, M., 1993. *Atlas de répartition des plantes vasculaires de Basse Normandie.* Presse Universitaire de Caen.

SCHREIBER, K.F. & SCHEIFER, J., 1985.– Vegetations und Stoffdynamik in Grünlandbrachen, 10Jahre Bracheversuche in Baden-Würtemberg. in *Sukzession auf Grünlandbrachen*, K.F. SCHREIBER Ed. *Münstersche Geographische Arbeiten,* 20 : 111-153.

TANGHE, M., 1987.– Base phytosociologique de l'évaluation et de l'aménagement des espaces délaissés par l'agriculture dans le milieu urbain bruxellois. Coll. phytosociologiques : *Phytosociologie et conservation de la nature.* Strasbourg : 591-603.

VAN ANDEL, J., VAN BAALEN, J. & ROZIJN, N.A.M.G., 1991.– Population ecology of plant species in disturbed forest and grassland habitats. in *Ecological responses to environmental stresses.* J. ROZEMA & J.A.C. VERKEIJ (Eds). Kluwer : 136-148.

VIVIER, M. & BAUDRY, J., 1988.– *Fermes herbagères et prairies de l'isthme du Cotentin.* Rapport de fin de recherches. INRA Publications : 217 p.

WELLS, T.C.E., 1980.– Management options for lowland grassland in *Amenity grassland.* I.H. RORISON & R. HUNT (Eds). Wiley, Chichester : 175-195.

WHITTAKER, R.H., 1972.– Evolution and the measurement of species diversity. *Taxon*, 21 : 213-251.

WILLEMS, J.H., 1983.– Species composition and above ground phytomass in chalk grassland with different management. *Vegetatio*, 52 : 171-180.

ZAMBETTAKIS, C. & MAHLER, S., 1993.– *Cartographie de la végétation. Intérêt patrimonial des Zones d'Intérêt Écologique Majeur à Varenguebec, Auvers, Carentan-Saint Georges de Bohon, Montmartin en Graignes.* P.N.R. des Marais du Cotentin et du Bessin : 44 p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

In order to define pertinent indicators of the state of marshy grasslands for their management, the authors developped a botanical typology based on the most dominant species. This was performed from 44 to 49 stations described at different periods : May, July, October in 1993. The pertinence of the 9 botanical types defined with the help of PCA and a partitioning classification (DIMITRI) for indicating ecological conditions and agricultural practices have been discussed. There is a statistically significant relationship (Khi-2 test) between the botanical types and each ecological parameter. The precise results are the following :

* **Botanical types and soils**
Only two types are strictly linked with only one soil type, 5 types correspond to different soils but with a dominant soil type, only 2 types show no evident relationship to a soil type.

* **Botanical types and water table depth**
One type is linked with one water table category, 3 others are strongly linked with one category, the other 5 are more or less linked with a given category.

* **Botanical types and submersion**
Three types are linked with only one submersion unit, the other 6 types correspond to different submersion units but with a given drying rate.

* **Botanical types and agricultural management practices**
Five types correspond to only one kind of agricultural practice or show a dominant kind. The remaining 4 correspond rather to a level of intensification than to a given practice.

The conclusion of this part is that botanical types may be used as indicators of ecological conditions and agricultural management categories, some types being better indicators than others for a given condition.

The botanical types have also been studied as possible indicators of biodiversity. The criteria selected were : specific and patrimonial richness which are not always strongly related, and Shannon and evenness indices. After a statistical test showing that botanical types have significant different species diversity, the diversity of each type has been discussed. The conclusion is that intensified as well as derelict botanical types do not show the highest diversity. But at the same time the most interesting type from a patrimonial point of view does not have the highest diversity indices. This shows that although an extensive management of grassland is necessary it is not a sufficient condition for a high diversity and even more a high patrimonial value.

The botanical types seem to be an interesting tool for the land manager, not for a precise evaluation of biodiversity but for a selection of interesting areas and a survey of changes or degradation within the different grasslands.

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication
Review of a submitted paper

● Le titre est-il suffisamment concis ?
Is the title concise enough ? OUI ❐ NON ❐

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ?
Does the title clearly reflect the content ? OUI ❐ NON ❐

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ?
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ? OUI ❐ NON ❐

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ?
Does the introduction clearly present the aim of the work ? OUI ❐ NON ❐

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ?
Are the methods presented with enough details ? OUI ❐ NON ❐

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ?
What is the level of novelty of results ?
faible/*low* ❐
moyen/*medium* ❐
élevé/*high* ❐

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ?
Are the discussion and conclusions correctly argued ? OUI ❐ NON ❐

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ?
Are the key-words suitable ? OUI ❐ NON ❐

● Le texte est-il suffisamment concis ?
Is the text concise enough ? OUI ❐ NON ❐

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ?
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the presented field ? OUI ❐ NON ❐

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ?
Are tables and illustrations all necessary ? OUI ❐ NON ❐

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ?
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ? OUI ❐ NON ❐

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ?
Is the bibliography judiciously selected ? OUI ❐ NON ❐

● La bibliographie est-elle à jour ?
Is the bibliography up-to-date ? OUI ❐ NON ❐

Conclusions

● Article non publiable
The paper cannot be pubished ❐

● Publiable après révision majeure
The paper may be published after major revision ❐

● Publiable après révision mineure
The paper can be published after minor revision ❐

● Publiable en l'état
The paper can be published as it is ❐

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers couldn't up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to two referees at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referree will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1996 à Écologie Vol. 27 (1) au Vol. 27 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en ***francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Imprimerie Louis-Jean - 05003 - GAP

Dépôt légal : 654 — Septembre 1996

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE
— TOME 27 - N° 3 —
Septembre 1996

SOMMAIRE

VERNON, P., VANNIER, G. & LUCE, J.-M.– Découverte de larves tolérantes et intolérantes à la congélation dans une même guilde de cétoines (Coléoptères) en forêt de Fontainebleau 131

MOULTON, M.P., SANDERSON, J.G. & SIMBERLOFF, D.– Étude du rôle de la compétition sur la survie de passereaux introduits aux îles Mascareignes (Océan Indien) 143

REILLE, M., ANDRIEU V. & BEAULIEU (DE), J.-L.– Les grands traits de l'histoire de la végétation des montagnes méditerranéennes occidentales 153

ORTH, D. & GIRARD, C.M.– Espèces dominantes et biodiversité : relation avec les conditions édaphiques et les pratiques agricoles pour des prairies des marais du Cotentin ... 171

CONTENTS

VERNON, P., VANNIER, G. & LUCE, J.-M.– Detection of freeze-tolerance and freeze-intolerance in larvae from the same guild of Cetoniidae (Coleoptera) in Fontainebleau forest (France) 131

MOULTON, M.P., SANDERSON, J.G. & SIMBERLOFF, D.– Passeriform Introductions to the Mascarenes (Indian ocean) : an assessment of the role of competition 143

REILLE, M., ANDRIEU V. & BEAULIEU (DE), J.-L.– The main features of the vegetation history in western mediterranean mountains 153

ORTH, D. & GIRARD, C.M.– Dominant species and biodiversity : relation with edaphic conditions and agricultural management in marshy grasslands of cotentin (France) ... 171

ÉCOLOGIE **est indexée dans la base de donnée BIOSIS et dans Cambridge Scientific Abstracts**

Source : MNHN